

CENTRE DE COOPERATION INTERNATIONALE EN RECHERCHE AGRONOMIQUE
POUR LE DEVELOPPEMENT

Ecole Doctorale Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences,
Hydrosciences, Environnement



THESE

Pour l'obtention du grade de : Docteur de SUPAGRO Montpellier.

Formation doctorale : Ecosystèmes

Discipline : Agronomie

Présentée et soutenue publiquement par

Olivier DEHEUELS

le 28 novembre 2011

**Compromis entre productivité et biodiversité
sur un gradient d'intensité de gestion
de systèmes agroforestiers à base de cacaoyers de Talamanca, Costa Rica**

Directeur de thèse
Eric MALEZIEUX

Composition du jury :

Sylvain PLANTUREUX	Professeur, INRA-Université de Nancy	Rapporteur
Emmanuel TORQUEBIAU	Chercheur, CIRAD-Université de Pretoria	Rapporteur
Eric MALEZIEUX	Directeur de recherche, CIRAD-Montpellier	Directeur de thèse
Marie-Laure NAVAS	Professeur, SUPAGRO-Montpellier	Examinatrice
Fabrice DECLERCK	Enseignant-Chercheur, CATIE-Costa Rica	Examineur
Jacques WERY	Professeur, SUPAGRO-Montpellier	Examineur



pour Aloys et Romane

« Papa, quand est-ce que tu rentres ? »

...pour Sabine

« Le savant n'est pas l'homme qui fournit les vraies réponses, c'est celui qui pose les vraies questions »

Claude Lévi-Strauss

« Celui qui a déplacé des montagnes, c'est celui qui a commencé par enlever les petites pierres »

Proverbe CHINOIS

"They did not know it was impossible, so they did it!"

Mark Twain

« The natural history of the cacao tree is woven within the ecological fabric of the rain forest »

Allen M. Young

Remerciements

Je tiens à exprimer mes sincères remerciements :

à **Jacques Wéry** pour m'avoir permis de réaliser ce travail durant son mandat de directeur de l'UMR System, et **Christian Gary** qui a pris sa suite et m'a accompagné et soutenu avec patience et bienveillance sur la fameuse dernière ligne droite.

à **Sylvain Plantureux**, Directeur du laboratoire d'Agronomie et Environnement et Professeur à l'Université de Nancy (UMR Nancy-Université), ainsi qu'à **Emmanuel Torquebiau**, Chercheur détaché au « Center for Environmental Studies » de l'Université de Pretoria, Afrique du Sud et correspondant du CIRAD en Afrique du Sud, pour avoir accepté d'être les rapporteurs de ce travail. Vous avez accepté de juger ce travail, j'en suis très honoré et vous exprime ici toute ma reconnaissance.

Je remercie **Eric Malézieux** en sa qualité de directeur de thèse.

Merci également aux étudiants thésards et master de l'UMR System pour leur aide, leur sympathie et leur café. Merci en particulier à **Hélène Maroux** et **Grégoire Talbot**.

Je dois beaucoup à l'aide, aux conseils, à l'amitié et à l'implication sur le terrain de mon collègue **Jacques Avelino**, chercheur à l'UPR106 et membre de mon comité de thèse, sans qui ce travail n'aurait certainement pas pris sa tournure actuelle.

Je remercie le Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE) et **John Beer**, directeur du Département Agriculture et Agroforesterie, pour m'avoir accueilli dans leur équipe et soutenu dans tous les aspects du travail quotidien.

Merci très chaleureusement à mes collègues du groupe « cacaoculture moderne » du CATIE pour m'avoir accueilli, aidé et encouragé et pour avoir accepté que ces travaux prennent la place qu'ils ont souvent pris sur d'autres activités de recherche et de développement.

Merci à **Eduardo Somarriba**, leader du programme de recherche en cacaoculture, pour ses conseils avisés, son amitié et sa bibliothèque incroyable mais vraie !

Merci à **Marilyn Villalobos**, coordinatrice du projet Cacao Amérique Centrale, pour son écoute, sa patience et sa compréhension.

Merci à **Rolando Cerda** qui a souvent chargé sa barque pour alléger la mienne !

Merci à **Carlos Astorga**, **Eduardo Say** et **Luis Orozco Aguilar** pour leurs commentaires avisés.

Merci également à **Rebecca Madriz, Margarita Alvarado, Patricia Hernández, Shirley Orozco** et **Mario Cervantés** pour leur aide inconditionnelle dans tous les aspects pratiques et logistiques et pour leur amitié.

Je ne pourrai pas tourner la page des remerciements à mes collègues du Catie sans les adresser aussi à **Alexis Pérez, Cipriano Rivera** et **Karol Araya** pour leur aide précieuse.

Un grand merci aux étudiants du projet Cacao Amérique Centrale, en particulier à **Anthony Dubois** pour son amitié, son sérieux et ses travaux qui ont jeté les bases des miens à Talamanca, à **Amandine Grandjean** pour son aide dans la caractérisation de la structure de la végétation, à **Laura Vincent** et ses cartes fabuleuses, à **Grimaldo Soto Quiroga** pour sa grande expérience de la capture et de l'identification des mammifères, des reptiles et des amphibiens, pour son amitié et les bons moments passés à Talamanca, à **Marcos Decker** et ses connaissances de terrain des épiphytes, à **Guillaume Xavier Rousseau** pour son amitié et sa grande connaissance de la qualité des sols tropicaux. Merci enfin à **Boris Arevalo** pour m'avoir accepté comme maître de stage au Nicaragua et pour avoir partagé avec moi ses connaissances de la faune et de la flore, et son savoir sur l'échantillonnage de la biodiversité.

Ces travaux n'auraient pu voir le jour sans mon ami et compagnon de terrain, **Ignacio Rodriguez Arias**, grand connaisseur des plantes et marcheur infatigable dont la discrétion, l'humilité et la gentillesse m'ont profondément marqués. Merci d'avoir partagé ton temps, de m'avoir introduit à ta famille et aux communautés Bribri de ta région.

Et finalement, cette thèse n'existerait pas sans l'accord de la **communauté indienne Bribri de Talamanca** et de son organe politique **ADITIBRI**. Nous leur sommes reconnaissants de nous avoir autorisé l'accès à leur pays, à leurs cacaoyères et à leur peuple. Qu'ils soient remerciés de nous avoir permis d'envahir leurs parcelles, d'y planter nos piquets et d'y baliser nos rectangles d'échantillonnage, d'y capturer faune et flore et d'y compter leurs cabosses. Leur curiosité, leur participation à l'échantillonnage et leur accueil nous laissent des souvenirs pour longtemps.

Merci à tous ceux et celles qui m'ont aidé et encouragé en chemin : **Guillaume Python Alpache, Pascal, Muriel** et petit **Basile, Stéphane vieille dégaine**. Merci à **Philippe et Kate Vaast** pour leur accueil et leurs encouragements, et merci à tous ceux que j'oublie de citer pour les encouragements reçus.

Merci à ma femme **Sabine** pour son Amour, sa patience et sa confiance. Merci à mes deux enfants, **Aloys et Romane**, de m'avoir attendu si souvent.

Merci à **Guido et Anne-Claude**, mes parents, pour leur Amour inconditionnel et leur confiance.

Merci à **Gérard et Elisabeth** pour leur accueil, leur soutien, leur amitié.

AVANT PROPOS

Ce travail a été réalisé en expatriation au Costa Rica, sous la direction d'Eric Malézieux (CIRAD, UPR Hortsys). Il a été conduit au sein de l'équipe « Compétitivité de la cacao-culture » du CATIE (Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza – Turrialba, Costa Rica) et de l'UMR System (Cirad-Inra- Montpellier SupAgro). Il a été cofinancé par les projets FIRC, CFC, SCAC, PCC et ATP Omega3.

La production scientifique, publications et communications issues directement de ce travail ou qui lui sont associées, est listée ci-après :

Articles publiés directement issus du travail de thèse :

Deheuvels O., Avelino J., Somarriba E., Malézieux E. **2012**. Vegetation structure and productivity in cocoa-based agroforestry systems in Talamanca, Costa Rica. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 149: 181– 188.

Articles soumis et directement issus du travail de thèse :

Deheuvels O., Avelino, J., Vilchez Mendoza, S.J., Rousseau, G.X, Soto Quiroga, G., Decker, M.F., Malézieux, E. and Somarriba, E. **Soumis**. How vegetation structure affects α - and β -biodiversity in cocoa-based agroforestry systems ? *Agriculture, Ecosystems and Environment*.

Articles en préparation et directement issus du travail de thèse :

Deheuvels, O., Avelino, J., Somarriba, E., Declerck, F. and Malézieux, E. Productivity and Biodiversity in cocoa-based agroforestry systems, a review. *Agriculture for Sustainable Development*.

Deheuvels, O., Declerck, F., Somarriba, E. , Avelino, J., Lamanda, N. and Malezieux, E. Tradeoffs between productivity and biodiversity conservation in cocoa-based agroforestry systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*.

Communications acceptées directement issues du travail de thèse :

Deheuvels, O.; Soto Quiroga, G., Decker Franco, M., Bravo Medina, J.C., Cerda Bustillos, R.H., Rousseau, G.X., Say Chavez, E.R., Orozco Aguilar, L., Astorga, C., Villalobos, M. and Somarriba, E. **2011**. Bosques tropicales y sistemas agroforestales basados en el cultivo de cacao (*Theobroma cacao*): cual rol para la conservacion de la bio-diversidad? In: *VII Congreso Forestal Centroamericano, 29 de Junio -30 de Julio de 2011, Managua, Nicaragua*.

Deheuvels O., Avelino J., Somarriba E., Malézieux E. **2010**. The influence of the structure of cocoa-based agroforestry systems on productivity in Talamanca, Costa Rica. In : Wery Jacques (ed.), Shili-Touzi I. (ed.), Perrin A. (ed.). *Proceedings of Agro 2010 : the XIth ESA Congress, August 29th - September 3rd, 2010, Montpellier, France*, p. 269-270.

Deheuvels O., Xavier-Rousseau Guillaume, Somarriba E., Rodriguez Arias I. **2010**. Macrofauna communities as a soil quality indicator in cocoa-based agroforest and primary forest patches of Talamanca, Costa Rica : [Poster abstract P12/05]. In : eds Jean-Claude Bertrand, Anne Bonis, Thierry Caquet, Alain Franc, Eric Garnier, Isabelle Olivieri, Christophe Thébaud, Jacques Roy. *Premier Colloque national d'écologie scientifique, Montpellier, 2-4 septembre 2010*, p. 284.

Deheuvels O., Somarriba E., Malézieux E. **2010**. Structure of cocoa-based agroforestry systems and their productivity in Talamanca, Costa Rica. *Proceedings of Agro 2010 : the XIth ESA Congress, August 29th - September 3rd, 2010, Montpellier, France*.

Deheuvels O., Avelino, J., Soto Quiroga G., Decker M., Cesar Bravo J., Cerda R., Xavier-Rousseau G., Somarriba E. and Malezieux E. **2010**. The influence of the structure of Cocoa-based Agroforestry Systems on Ecological Services in Talamanca, Costa Rica. Costa Rica : C.A.T.I.E. 6th Conference Henry A. Wallace : Agrobiodiversity in Mesoamerica, from genes to landscapes. http://web.catie.ac.cr/catie/wallace2010/wallace6_home_esp/wallace6_home_esp.htm

Deheuvels O., Soto Quiroga G., Decker M., Cesar Bravo J., Cerda R., Xavier-Rousseau G., Somarriba E. and Malezieux E. **2010**. The influence of the structure of Cocoa-based Agroforestry Systems on Biodiversity Conservation in Talamanca, Costa Rica. The 2010 International meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation. <http://atbc2010.org/index.html>

Deheuvels O., Dubois A., Avelino J., Malézieux E. **2007**. Agricultural practices and biodiversity in cocoa production landscapes. *Second International Symposium on Multi-Strata agroforestry systems with perennial crops: Making ecosystem services count for farmers, consumers and the environment, September 17-21, 2007 Turrialba, Costa Rica. Oral and posters presentations*. [Online]. Turrialba : CATIE, [5] p. http://web.catie.ac.cr/cd_multiestrata/Poster/session2/Agricultural_practices.pdf

Deheuvels O., Dubois A., Somarriba E., Malézieux E. **2007**. Farmers' management and restoration of cocoa agroforestry systems in Central America: The role of the associated trees in the restoration process. *Second International Symposium on Multi-Strata agroforestry systems with perennial crops: Making ecosystem services count for farmers, consumers and the environment, September 17-21, 2007 Turrialba, Costa Rica*. CATIE, [7] p. http://web.catie.ac.cr/cd_multiestrata/presentaciones_orales/session1/Farmers_management.pdf

Articles soumis associés au travail de thèse :

Ngo Bieng, M.A., Gidoin, C., Avelino, J., Cilas, C., **Deheuvels, O.** and Wery, J. **Soumis**. Description of spatial structure of tropical agroforests using point pattern analysis. *Journal of Applied Ecology*.

Rousseau, G.X., **Deheuvels, O.**, Rodriguez Arias, I. and Somarriba, E. **Soumis**. Macrofauna and soil quality in cocoa-based agroforestry systems and old-growth forests in Talamanca, Costa Rica. *Applied Soil Ecology*.

Chapitre d'ouvrage acceptés et soumis associés au travail de thèse :

Somarriba C., E., Quesada C., F., Orozco A., L., Cerda B., R., Villalobos R., M., Orozco E., S., Astorga D., C., **Deheuvels, O.**, Say, E., and Villegas C., R. **2011**. The shade canopy of cocoa. 1st ed. Technical series N°8. CATIE, Turrialba, Costa Rica. 45 p. ISBN 978-9977-57-543-8

Somarriba, E., Cerda, R., Orozco, L., **Deheuvels, O.**, Cifuentes, M., Astorga, C., Say, E., Alvarado, E., Ávila, G., Dávila, H., Espin, T., Mavisoy, H. and Poveda Sánchez, V. **Soumis**. Carbon in agroforestry systems based on cocoa (*Theobroma cacao* L.) in Central America.

Communications acceptées associées au travail de thèse :

Cerda Bustillos, R.H., Somarriba, E., Orozco Aguilar, L., **Deheuvels, O.**, Astorga, C., Say Chavez, E.R., Villalobos, M. and **2011**. Importancia del componente arbóreo como sumidero de carbono en sistemas agroforestales de cacao en centroamérica. In: *VII Congreso Forestal Centroamericano, 29 de Junio -30 de Julio de 2011, Managua, Nicaragua*

Arevalo, B.,M., DeClerck, F., **Deheuvels, O.**, Delgado, D. and Velasquez Masariegos, S. **2011**. The influence of habitat complexity and landscape context on the biodiversity conservation value of cacao agroforests in Waslala, Nicaragua. Quito, Ecuador Biodiversity friendly cacao : creating a certification. <http://www.maqui.org/>

Gidoin C., Avelino J., Cilas C., **Deheuvels O.**, Ngo Bieng M.A. **2010**. Spatial pattern analyses of cocoa (*Theobroma cacao*) agroforests in the Talamanca region, Costa Rica. In : Wery Jacques (ed.), Shili-Touzi I. (ed.), Perrin A. (ed.). *Proceedings of Agro 2010 : the XIth ESA Congress, August 29th - September 3rd, 2010, Montpellier, France*, p. 277-278.

Lamanda N., **Deheuvels O.**, Wery J. **2010**. Agroforestry systems : how to conciliate production and biodiversity conservation ? : Session 05 : Biodiversité, fonctionnement et services dans les écosystèmes terrestres [Abstract]. In : eds J.-C. Bertrand, A. Bonis, T. Caquet, A. Franc, E. Garnier, I. Olivieri, C. Thébaud, J. Roy. *1er Colloque national d'écologie scientifique, Montpellier, 2-4 sept. 2010*, p. 33.

Malézieux E., **Deheuvels O.**, Jagoret P., Lamanda N., Michel I. **2009**. How can agronomy deal with agroforests? [Abstract]. *Book of abstracts of the 2nd World Congress of Agroforestry, 23-28 August 2009, Nairobi, Kenya : Agroforestry, the future of global land use*. Nairobi : WCA [Nairobi], p. 50.

Malézieux E., Laurans M., **Deheuvels O.**, Lamanda N. **2007**. Linking biodiversity and sustainability in agroecosystems : The case of agroforestry systems in the humid tropics [Abstract]. *Ecological Complexity and Sustainability: Challenges and Opportunities for 21st-Century's Ecology, May 22-27,2007, Beijing, China*, p. 74-75.

SOMMAIRE

Introduction.....p. 15

CHAPITRE I. Productivité et Biodiversité dans les systèmes agroforestiers à base de cacaoyers.....p. 19

I.1. Origines, écologie et recommandations agronomiques pour la culture du cacaoyer, un arbuste de sous-bois des forêts tropicales humides.....p. 19

I.1.1. Origines.....p. 19

I.1.2. Ecologie du cacaoyer.....p. 22

I.1.3. La recherche agronomique, les arbres et l'ombrage dans les cacaoyères.....p. 23

I.2. Productivité et structure des cacaoyères cultivées en milieu paysan.....p. 31

I.2.1. Productivité et modes de production.....p. 31

I.2.2. Les modes de production agroforestiers.....p. 34

I.3. Diversités végétale et animale des systèmes agroforestiers à base de cacaoyers : état des connaissances.....p. 38

I.4. Problématique.....p. 40

CHAPITRE II. Matériels et Méthodes.....	p. 48
II.1. La région de Talamanca.....	p. 51
II.2. Zone d'étude et méthodologie employée.....	p. 53
<i>II.2.1. La composante enquêtes</i>	p. 53
<i>II.2.2. La composante relevés de terrain.....</i>	p. 55
II.3. Echantillonnage.....	p. 56
II.3.1. Caractérisation du milieu biophysique.....	p. 57
<i>II.3.1.1. Le milieu environnant la parcelle ou contexte paysager.....</i>	p. 57
<i>II.3.1.2. Le sol dans les parcelles.....</i>	p. 58
<i>II.3.1.2.1. Description des caractéristiques physiques.....</i>	p. 58
<i>II.3.1.2.2. Description des caractéristiques chimiques.....</i>	p. 58
<i>II.3.1.3. Le climat dans les communautés du réseau expérimental.....</i>	p. 59
<i>II.3.1.4. La topographie intra-parcellaire.....</i>	p. 59
II.3.2. Structure de la végétation.....	p. 60
II.3.3. Productivité.....	p. 61
<i>II.3.3.1. Productivité des cacaoyers.....</i>	p. 61
<i>II.3.3.2. Productivité du système.....</i>	p. 63
II.3.4. L'échantillonnage des espèces à valeur patrimoniale.....	p. 63
<i>II.3.4.1. Les invertébrés du sol et de la litière.....</i>	p. 64
<i>II.3.4.2. Les amphibiens et les reptiles.....</i>	p. 65
<i>II.3.4.3. Les mammifères.....</i>	p. 65
<i>II.3.4.4. Les épiphytes des cacaoyers et des plantes associées.....</i>	p. 66

CHAPITRE III. Vegetation Structure and Productivity in Cocoa-based Agroforestry Systems in Talamanca, Costa Rica.....	p. 68
Abstract.....	p. 69
III.1. Introduction.....	p. 70
III.2. Material and methods.....	p. 71
III.2.1. Study area and selection criteria for cocoa agroforests	p. 71
III.2.2. Sampling.....	p. 72
III.2.2.1. Vegetation structure.....	p. 72
III.2.2.2. Productivity.....	p. 72
III.2.3. Analytical methods.....	p. 73
III.2.3.1. Vegetation structure.....	p. 73
III.2.3.2. Productivity.....	p. 74
III.3. Results.....	p. 74
III.3.1. Structure variability.....	p. 74
III.3.1.1. Complex and high density canopy AFS.....	p. 74
III.3.1.2. High cocoa density AFS.....	p. 76
III.3.1.3. High Musa density AFS.....	p. 76
III.3.1.4. Complex and low density canopy AFS.....	p. 77
III.3.2. Productivity.....	p. 77
III.3. Discussion.....	p. 79
III.3.1. Cocoa yield in our sample.....	p. 79
III.3.2. Aboveground plant volume, cocoa yield and structure clustered AFS.....	p. 77
III.4. Conclusions.....	p. 83
Acknowledgements.....	p. 84

CHAPITRE IV. How are Alpha-and Beta-diversity affected by vegetation structure in cocoa-based agroforests?p. 85

Abstract.....p. 86

IV.1. Introduction.....p. 87

IV.2. Material and methods.....p. 88

IV.2.1. Study area and selection criteria for cocoa agroforests.....p. 88

IV.2.2. Sampling.....p. 89

IV.2.2.1. Vegetation structure.....p. 89

IV.2.2.2. Epiphytes and animals.....p. 91

IV.2.2.3. Soil and litter invertebrates.....p. 92

IV.2.2.4. Amphibians and reptiles.....p. 92

IV.2.2.5. Mammals.....p. 92

IV.2.2.6. Epiphytes on cocoa trees and associated plants.....p. 93

IV.2.3. Analytical methods.....p. 93

IV.2.3.1. Alpha-diversity.....p. 94

IV.2.3.2. Beta-diversity.....p. 94

IV.2.3.3. Gamma-diversity.....p. 95

IV.3. Results.....p. 95

IV.3.1. Alpha-diversity in cocoa agroforests and forest patches.....p. 95

IV.3.2. Beta-diversity on a vegetation structural gradient.....p. 98

IV.3.3. Overall Gamma-diversity in cocoa agroforests and forest patches.....p. 100

IV.4. Discussion.....p. 101

IV.4.1. Alpha-diversity and the plot scale.....p. 101

IV.4.2. Beta-diversity on a gradient of vegetation structure.....p. 103

IV.4.3. Gamma diversity and the regional scale.....p. 103

IV.5. Conclusion.....p. 104

CHAPITRE V. Compromis et synergies entre productivités et biodiversités sur un gradient d'intensité de gestion.....p. 105

V.1. Les limites à la construction d'un gradient : comment définir la complexité du système par la structure verticale de la végétation et l'intensité de gestion ?.....p. 105

V.2. Evaluation de la productivité de la culture principale : difficultés et limites de la méthode.....p. 110

V.3. Echantillonnage de la biodiversité animale et végétale.....p. 111

V.4. Biodiversités Alpha et Beta dans l'étude des compromis avec la productivité.....p. 114

V.4.1. Variabilité des relations de compromis productivité/biodiversité par taxon.....p. 117

V.4.2. Situation de compromis productivité/biodiversité intéressantes pour l'intensification écologique des systèmes de culture du cacaoyer.....p. 125

V.5. Conclusions et perspectives.....p. 130

Références.....p. 133

Annexes.....p. 153

Introduction

Les projections réalisées en 2011 par l'ONU donnent pour 2050 un accroissement de la population mondiale de 36 % (ONU, 2011). La croissance de la population mondiale a pour conséquence l'augmentation des besoins alimentaires. La satisfaction de la demande en production agricole passe dès lors soit par l'augmentation des surfaces agricoles, soit par la hausse des rendements (Tilman *et al.*, 2002 ; Balmford *et al.*, 2005 ; Matson and Vitousek, 2006 ; Fischer *et al.*, 2008 ; Ewers *et al.*, 2009 ; Raudsepp-Hearne *et al.*, 2010 ; Clough *et al.*, 2011 ; Phalan *et al.*, 2011).

Dans le premier cas, les zones naturelles, espaces vierges et fertiles, sont souvent choisies pour installer des cultures. C'est cette stratégie qui a prévalu dans les pays dits industrialisés et qui prévaut encore aujourd'hui dans de nombreux pays du Sud où la défriche-brûlis de la forêt tropicale sur front pionnier est une pratique toujours d'actualité (Ruf, 1995 ; Karki, 2002 ; Ducourtieux, 2005 ; Waters, 2007). Le meilleur exemple en est la disparition rapide et particulièrement documentée de la forêt amazonienne sous la pression de l'agriculture (CIFOR, 2004 ; World Bank, 2010). Cette disparition d'écosystèmes naturels entraîne inexorablement une perte de diversité des espèces sauvages dont la valeur patrimoniale n'a, dans de nombreux cas, pas même encore pu être estimée (World Wildlife Fund, 2006).

Dans le second cas, la hausse des rendements est très souvent associée à une intensification des pratiques agricoles, au détriment de la biodiversité et touchant autant les espèces sauvages dont l'habitat disparaît que les espèces cultivées dont la diversité génétique est bien souvent considérablement réduite. La monoculture, les cultures monospécifiques et monovariétales, les cultures sur brûlis, l'utilisation massive d'intrants de synthèse et en particulier de pesticides, ou encore la suppression des haies et bandes boisées, restreignent considérablement la biodiversité, et limitent la circulation des espèces sauvages entre les zones naturelles restantes. La révolution agricole du 20^{ème} siècle a vu l'utilisation massive d'engrais, de produits phytosanitaires et d'énergies fossiles accompagner la mécanisation des travaux, la sélection des variétés cultivées et leur amélioration génétique, dans l'objectif de produire plus. Cette augmentation de la production agricole mondiale (Tilman *et al.*, 2002) a donc reposé sur l'intensification d'une agriculture principalement conduite dans des systèmes de culture monospécifiques, à faible diversité génétique et à forts niveaux d'intrants, rationalisés jusque dans les dispositifs optimisés en lignes et rangs de plantation (Malézieux *et al.*, 2009) visant à faciliter la mécanisation des techniques d'entretien et de récolte.

Si cette logique productiviste et le paquet technologique qui l'accompagne sont largement l'apanage des pays dits industrialisés, ils se sont depuis le début du siècle passé largement répandus dans les pays du Sud et sont aujourd'hui repris par de nombreux centres de recherche agronomiques nationaux.

L'impact de ces systèmes sur l'environnement est aujourd'hui bien connu et documenté. Il s'agit de la pollution chimique engendrée par l'usage massif d'intrants de synthèse (Aubertot *et al.*, 2005 ; Eddleston *et al.*, 2002) affectant les biotopes et les biocénoses, espèce humaine incluse, dans ces écosystèmes cultivés et dans les écosystèmes voisins, sauvages et cultivés. Il s'agit également de la perte de biodiversité associée à ce mode de simplification souvent drastique et parfois extrême du milieu.

La biodiversité planifiée, au sens de Swift *et al.* (2004), c'est-à-dire délibérément semée, plantée ou introduite dans le système cultivé par l'agriculteur, est réduite à une seule espèce et souvent à un nombre réduit de variétés. La biodiversité associée des espèces spontanées présentes dans le système et parfois conservées par l'agriculteur (Swift *et al.*, 2004) est éliminée délibérément ou disparaît en même temps que disparaissent ses habitats. D'après Watson *et al.* (1995), la Biodiversité est l'ensemble des espèces vivantes et des écosystèmes dont elles font partie. Elle comprend trois niveaux : 1) la diversité génétique intra-spécifique, 2) la diversité interspécifique et 3) la diversité des écosystèmes. Nous nous intéresserons ici aux deux derniers niveaux en considérant donc les habitats fournis par un écosystème comme l'une des composantes de la Biodiversité

En 1992, la convention des nations unies sur la diversité biologique fût signée par de nombreux pays lors du Sommet de la Terre à Rio de Janeiro (UN, 1992). La sauvegarde de la biodiversité en est le thème central. Elle engage les pays signataires à préserver les espèces sauvages animales et végétales ainsi que leurs habitats et en particulier les écosystèmes forestiers de la zone intertropicale qui hébergent la majeure partie de la biodiversité mondiale.

La biodiversité est aujourd'hui une préoccupation de premier ordre et s'annonce comme un enjeu majeur du XXIème siècle (Plantureux *et al.*, 2005). Dans les régions agricoles en particulier, entre des zones forestières protégées (Parcs nationaux, réserves biologiques, aires de conservation, corridors biologiques, etc.), l'expansion et l'intensification des activités agricoles provoquent la fragmentation progressive des habitats forestiers ainsi qu'une perte importante de Biodiversité.

C'est sur ce constat que se sont construits deux courants de pensée (Green *et al.*, 2005) : celui des tenants du concept de la conservation stricte (« land-sparing »), i.e. sans l'agriculture, qui mettent en avant la nécessité de créer des zones d'exclusion dédiées à la protection et à la conservation absolues, et celui des tenants de l'agriculture de conservation (FAO, 2007 ; Gupta *et al.*, 2007), un concept englobant le « wildlife friendly farming » et qui allie une production agricole économe en ressource, productive et durable, à des mesures de conservation de l'environnement.

Dans ce contexte, l'agroforesterie fait figure de paradigme alternatif pour le développement rural au niveau mondial (Leakey *et al.*, 2005). Pratique dynamique et écologique de gestion des ressources naturelles et de mise en valeur du sol, elle permet de diversifier la production par l'intégration simultanée ou séquentielle d'arbres et d'autres végétaux ligneux ou herbacés, ou encore d'animaux, sur les exploitations et dans le paysage agricole, dans le but d'en améliorer les bénéfices sociaux, économiques et environnementaux (ICRAF, 2000 ; Torquebiau, 2007).

Les systèmes agroforestiers tropicaux, utilisés depuis des siècles par certaines communautés paysannes, sont depuis les années 1970 largement mis en avant par la communauté scientifique en tant que stratégies de gestion des ressources naturelles qui tentent de compenser des objectifs de développement agricole par la conservation des sols, des eaux, du climat local et régional et, plus récemment, de la biodiversité (Guiracocha *et al.*, 2001 ; Schroth *et al.*, 2004 ; Torquebiau, 2007 ; Schroth and Harvey, 2007). Leur grande variété, décrite par Torquebiau (2007) qui en répertorie 5 ensembles et leurs subdivisions, ainsi que leur structure arborée et la diversité des espèces végétales associées offrent une large gamme d'habitats pour la faune et la flore sauvages. Les structures de ces habitats n'ont cependant été que très peu décrites.

La structure de la végétation des systèmes agroforestiers, et en particulier celle des agroforêts, mime celle d'habitats forestiers naturels (Torquebiau, 2007 ; Clough *et al.*, 2011 ; Malézieux, 2011) et confère à ces systèmes de culture tropicaux un fort potentiel de conservation de la biodiversité (Bhagwat *et al.*, 2008). Les systèmes agroforestiers sont enfin l'un des systèmes de culture tropicaux les plus représentés, couvrant 6,4 millions de km², soit 13 % de toutes les terres agricoles (Zomer *et al.*, 2009).

Comme semblent le montrer certaines publications récentes (Soto-Pinto *et al.*, 2000 ; Steffan-Dewenter, 2007 ; Clough *et al.*, 2011), l'agroforesterie offrirait des compromis acceptables pour l'intensification écologique dans les zones de production agricole tropicales au contact avec des écosystèmes naturels forestiers.

Le concept d'intensification écologique (Cirad, 2010) repose sur la compréhension des mécanismes écologiques afin de mieux les exploiter dans le but de réduire l'impact environnemental négatif consécutif à la mise en culture de la terre et aux activités de production agricole. En tant qu'agronome, c'est précisément ce concept à la croisée de deux disciplines, l'Agronomie et l'Ecologie, qui retient notre intérêt. Nous proposons ici d'étudier les compromis existant entre deux objectifs en apparence contradictoires : produire et conserver la biodiversité à valeur patrimoniale. Les systèmes agroforestiers à base de cacaoyers présentent une grande variété botanique et de structure de la végétation associée aux cacaoyers. Cette gamme de structure a été peu décrite dans la littérature, en particulier dans le cas des agroforêts à base de cacaoyers à structure forestière complexe et multi-strates (Torquebiau, 2007). Par ailleurs, le niveau de productivité en cacao marchand des agroforêts à base de cacaoyers est très peu documenté et s'ils sont mis en avant pour leur haut niveau de biodiversité (Schroth *et al.*, 2004), on ignore si ce service écologique est en synergie ou en opposition avec la productivité en cacao du système.

Nous proposons donc ici de contribuer à la caractérisation de la diversité de structure végétale des agroforêts à base de cacaoyers sur un gradient de situations de production (Savary, 2006). Ce gradient servira de support à la caractérisation des relations entre la structure de la végétation et i) le niveau de productivité de ces agroforêts et ii) leur niveau de biodiversité. Il nous permettra finalement de décrire et d'évaluer la qualité des compromis entre productivité de la culture principale et niveau de biodiversité sur une gamme d'intensité de gestion des agroforêts à base de cacaoyers.

Notre travail est structuré en cinq chapitres : i) un état des connaissances portant sur l'agronomie du cacao, sur sa mise en culture et ses niveaux de productivité dans les systèmes agroforestiers tropicaux, sur les structures connues et décrites de systèmes agroforestiers à base de cacaoyers ainsi que sur la biodiversité qu'ils hébergent. Cette revue de littérature aboutit à la problématique de notre étude des compromis entre la productivité et le niveau de biodiversité d'agro-forêts sur un gradient de situations de production paysannes. Le chapitre suivant (ii) décrit le contexte de notre étude et la méthodologie employée pour la constitution du gradient de situations de production, pour la caractérisation de ces situations et de la structure de la végétation, ainsi que pour la quantification de la productivité et du niveau de biodiversité de chaque agroforêt de la gamme choisie. Nous présentons ensuite nos résultats dans les trois derniers chapitres. Le premier (iii) porte sur les relations entre la structure de la végétation, l'intensité de gestion de la parcelle et la productivité des cacaoyers. Le second (iv) s'intéresse aux niveaux de biodiversité dans notre gamme d'agroforêts. Enfin, le dernier chapitre (v) propose une étude argumentée des compromis (trade-offs) entre productivité de la culture principale et biodiversité sur le gradient constitué par notre échantillon.

CHAPITRE I. Productivité et Biodiversité dans les systèmes agroforestiers à base de cacaoyers

I.1. Origines, écologie et recommandations agronomiques pour la culture du cacaoyer, un arbuste de sous-bois des forêts tropicales humides

I.1.1. Origines

Le cacaoyer cultivé (*Theobroma cacao*, L.) appartient à la famille des Malvaceae dont il est l'une des espèces cultivée à des fins commerciales et en particulier pour la vente de ses fèves servant à la fabrication du chocolat et à l'extraction d'une graisse végétale : le beurre de cacao. Les 22 espèces du genre *Theobroma* trouvent toutes leur origine botanique dans les forêts humides d'Amérique tropicale où certaines sont utilisées localement dans l'alimentation humaine. Le cacaoyer est aujourd'hui cultivé dans de nombreux pays de la ceinture intertropicale (Figure 1). Les pays d'Afrique de l'ouest et du centre, où il a été introduit au tout début du 20^{ème} siècle, produisent aujourd'hui plus des deux-tiers du cacao mondial (Figure 2).

La « nourriture des dieux » (du grec theos = dieux, et bromia = nourriture) est une plante qui possède plusieurs foyers botaniques, tous situés en Amérique tropicale et dont le plus important se situe dans le cours supérieur du fleuve Amazone (Young, 1994 ; Allen, 1982). En Mésoamérique, dans les régions où il a été pour la première fois mis en culture par la civilisation Maya et où il est traditionnellement cultivé depuis deux millénaires (Mc Neil, 2009 ; Touzard, 1993), le cacaoyer a encore aujourd'hui, pour les populations indiennes, une origine divine. Les indiens Bribri de Talamanca (Costa Rica) lui donnent le nom de Tsiro, déesse et femme du dieu Sibú (Hidalgo Herrera, 2007). Il existe peu d'éléments permettant de connaître les modes de gestion des cacaoyères avant la colonisation espagnole. Gomez-Pompa *et al.* (1990), repris par Young (1994), ont décrit le profil vertical des plantes associées à des cacaoyers découverts dans un cenote de la province du Yucatan (Mexique) et qui proviendraient d'une agro-forêt Maya abandonnée. Cette végétation, dont les espèces se seraient maintenues depuis deux millénaires, est une reconstitution des systèmes de culture du cacaoyer tels que les Mayas les conduisaient. On y trouve en majorité des espèces d'arbres fruitiers et de légumineuses fixatrices d'azote qui sont encore aujourd'hui couramment associées aux cacaoyers (Figure 3). Young (1994) mentionne de petits jardins préhistoriques qui auraient été plantés d'un mélange de plusieurs variétés de cacaoyers et de cultures intercalaires de Manioc (*Manihot esculenta*), sous ombrage de *Theobroma bicolor* et de *Gliricidia sepium*. Les plus anciennes descriptions de systèmes agroforestiers à base de cacaoyers réalisées *de visu* remontent au 16^{ème} siècle (de Oviedo y Valdes, 1551-55) au Nicaragua où les indiens cultivaient le cacaoyer dans des systèmes agroforestiers sous ombrage de Yaquaquyt ou Madero negro (*Gliricidia sepium*), aussi appelée « Madre del cacao » parce que cet arbre d'ombrage protégeait sous ses frondaisons la population de cacaoyers de la strate inférieure.

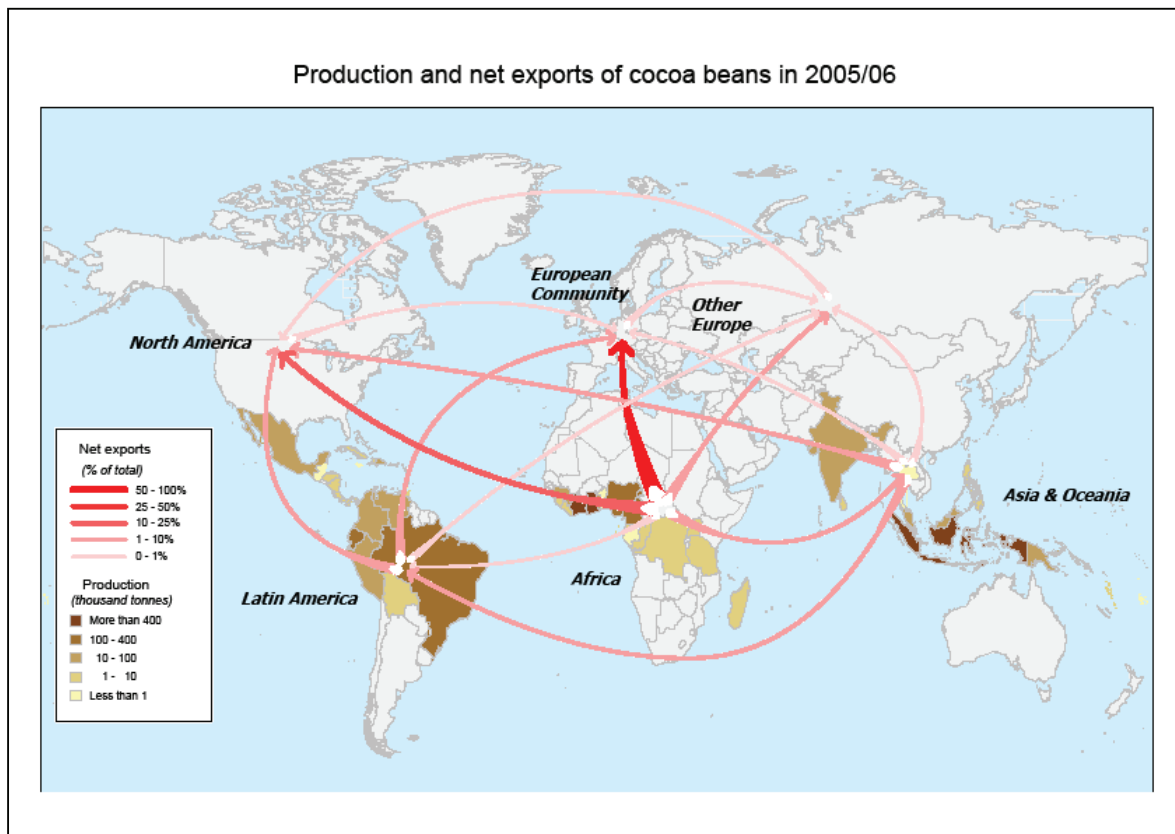


Figure 1. Pays producteurs et flux d'exportation de fèves de cacao en 2006. Source : ICCO, 2011

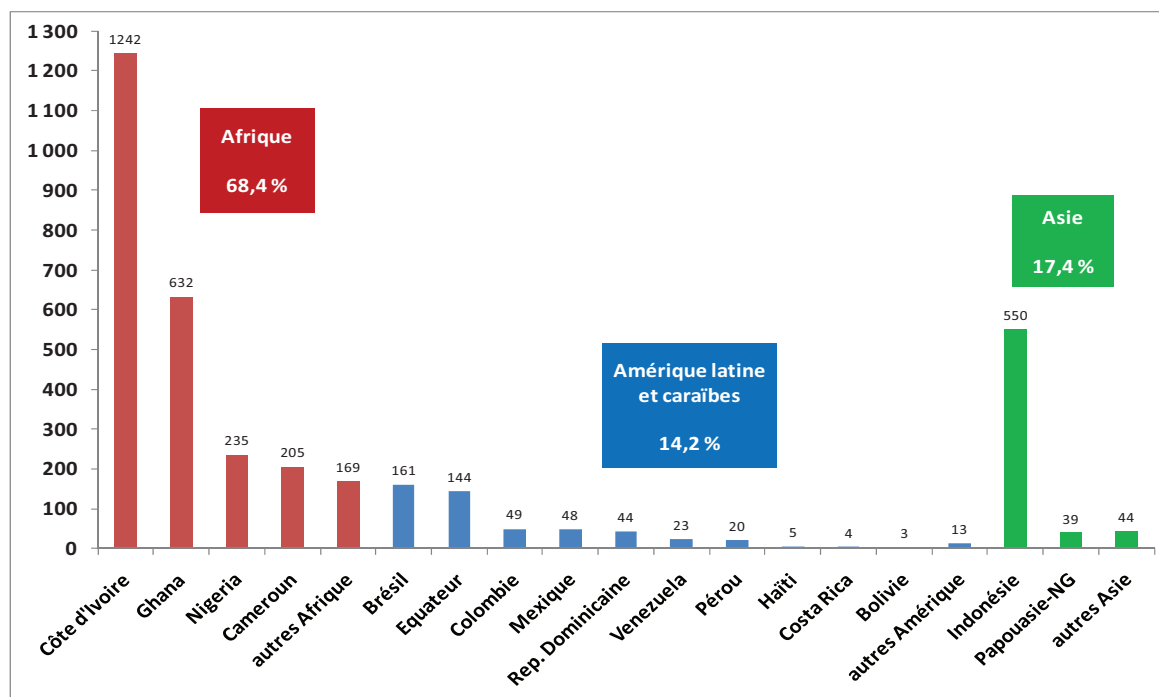


Figure 2. Production de fèves de cacao en 2009/2010. Source : ICCO (2011) et ED&FMan (2007).

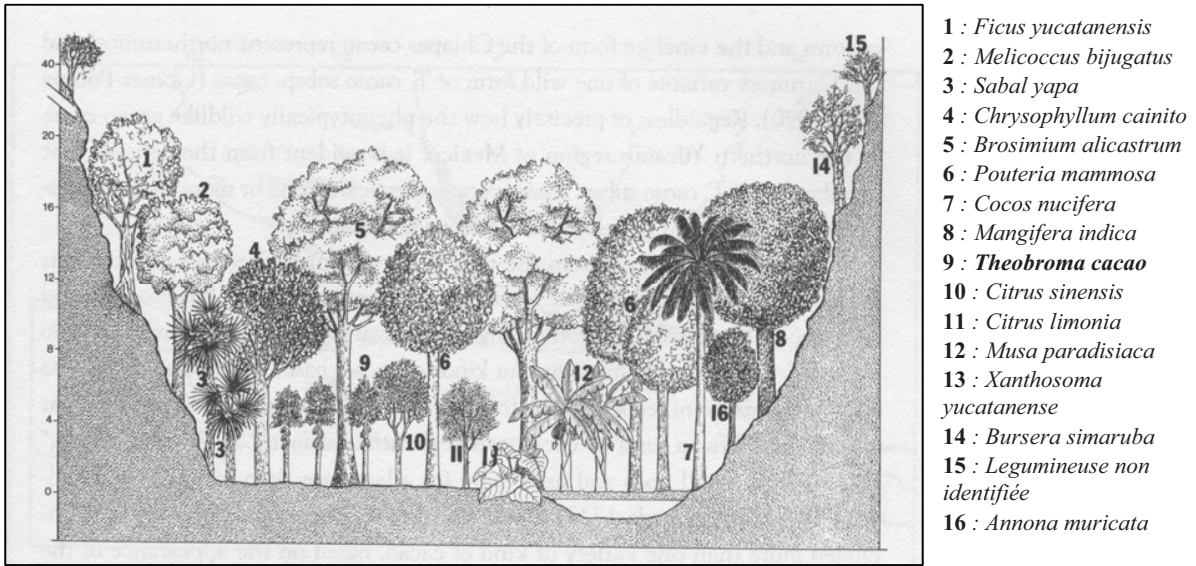


Figure 3. Profil de la végétation trouvée par Gómez-Pompa *et al.* (1990) dans le cenote Aktun, au Yucatán (Mexique). Source : Young (1994).

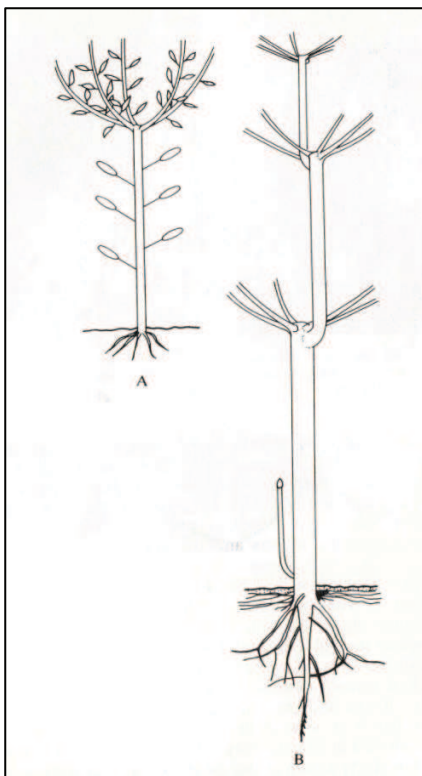


Figure 4. Schémas illustrant la formation de la structure du cacaoyer au cours de sa croissance. A 18 mois environ, la première couronne penta-radiale est formée (A). La croissance se fait ensuite par poussées successives de gourmands orthotropes issus des bourgeons axillaires (B). Source : Wood and Lass (1985).

1.1.2. Ecologie du cacaoyer

Le cacaoyer est un arbuste de sous-bois qui occupe, dans son habitat naturel, les étages inférieurs des forêts humides d'Amérique tropicale, entre le 18° de latitude Nord et le 15° de latitude Sud, à des altitudes allant du niveau de la mer jusqu'à 1250 m (Mossu, 1992 ; Braudeau, 1969). C'est une plante dont l'optimum de température se situe à une moyenne de 25°C et qui peut être trouvée jusque dans des milieux où la température moyenne quotidienne minimale est de 15°C (Jumelle, 1900 ; Braudeau, 1969 ; Wright, 1999 ; Mossu, 1992). Une pluviosité de 1250 à 3000 mm par an, idéalement située entre 1500 et 2000 mm et qui ne descend pas en dessous de 100 mm par mois est la plus favorable (Wright, 1999 ; Mossu, 1990, 1992 ; Wood and Lass, 1985). Selon Braudeau (1969), le cacaoyer demande une humidité relative moyenne annuelle comprise entre 70 et 100% ainsi qu'un couvert végétal le protégeant de l'insolation directe et de l'évaporation, ce qui n'en fait cependant pas pour autant une plante d'ombrage. Sa longévité est mal connue et peut atteindre la centaine d'année (Observation personnelle ; Braudeau, 1969). A l'état sauvage, l'arbre peut atteindre 10 à 15 m de haut. Ses fruits, appelés cabosses, ne tombent pas à maturité et certains auteurs y voient une adaptation à un mode de dissémination zoochore (Young, 1994).

Le cacaoyer développe un système racinaire pivotant orthotrope allant jusqu'à 2 m de profondeur et un chevelu de racines traçantes et de radicelles superficielles plagiotropes situées dans l'horizon 0-20 cm et s'étendant sur un rayon de 5 à 6 mètres autour du pied de l'arbre mature (Braudeau, 1969). La croissance en hauteur de la tige se fait par poussées successives jusqu'à l'âge de 18 mois, avec la formation à environ 1,5 m de hauteur d'un verticille de 5 rameaux plagiotropes qui constitueront la couronne de l'arbre (Figure 4-A)

D'après Wood and Lass (1985), les bourgeons axillaires du tronc, souvent à la base de la première couronne, forment alors un ou plusieurs axes orthotropes, aussi appelés gourmands, qui se comportent comme la première tige. Lorsque la seconde couronne est bien formée, la première disparaît progressivement et ainsi de suite (Figure 4-B). Les gourmands se forment également depuis la base du tronc jusque sur les rameaux plagiotropes de la couronne. La croissance de ces rameaux est discontinue et se fait selon 4 ou 5 poussées foliaires (flushes) annuelles, séparées par des périodes de dormance des bourgeons terminaux. La période d'activité photosynthétique optimale de la feuille, qui va jusqu'à 5 mois après le flush, décroît ensuite jusqu'à sa chute à un an d'âge (Alvim, 1965). De ce fait, le cacaoyer porte toujours des feuilles d'âge différent, issues des 4 ou 5 flushes annuels.

Les fleurs hermaphrodites sont groupées en inflorescences issues de la croissance des bourgeons axillaires après la chute des feuilles et de leur différenciation définitive sous forme de boursouflures de l'écorce baptisées coussinets floraux. A chaque période d'induction florale, la production de fleurs est simultanée sur tous les coussinets floraux d'un même arbre.

La floraison peut survenir toute l'année (Braudeau, 1969). Elle est synchrone pour les cacaoyers d'une même région et a lieu par périodes successives d'amplitude variable selon les individus. On a ainsi des pics de floraison, plus ou moins marqués selon les variétés, correspondant à une floraison maximale pour tous les individus d'une même région. L'apparition de ces pics est favorisée par des températures moyennes élevées et des pluies abondantes (Braudeau, 1969). Les entre-pics correspondent à la disparition des fleurs, qu'elle soit partielle (Variétés Amelonado) ou totale (Variétés Haut amazoniens).

La pollinisation est entomophile. Seuls 2% des fleurs seront pollinisées durant leurs 48 heures de vie par un nombre de grains de pollen suffisant pour féconder l'ensemble des 30 à 60 ovules présents dans l'ovaire. La manifestation tardive de l'incompatibilité au niveau de l'ovaire et des fécondations varie selon les origines du cacaoyer. Les Forastero Haut-Amazoniens et les Trinitario sont en général auto-incompatibles et inter-compatibles. Cependant la majeure partie des Trinitario ne sont inter-compatibles qu'avec des arbres auto-compatibles, comme c'est en général le cas des Forastero Bas-Amazoniens, dont les Amelonado africains font partie.

Le fruit du cacaoyer est appelé « chérelle » pendant les 5 à 6 mois de sa croissance, puis « cabosse » lorsqu'il atteint sa taille récoltable. Les graines, couramment appelées fèves, sont entourées d'une pulpe mucilagineuse et imbriquées dans une seule cavité qui renferme de 16 à 60 fèves (Braudeau, 1969) et en moyenne 30 à 40 fèves selon 5 rangées longitudinales. Le taux de remplissage des cabosses est en réalité extrêmement variable et dépend du taux de fécondation de l'ovule et des caractéristiques variétales de la plante. En particulier, le dessèchement des jeunes fruits (wilt) affecte 20 à 90% des chérelles à la fin de leur deuxième mois d'existence. Ce dessèchement a pour origine des mécanismes de régulation physiologique (seuil de flétrissement différentiel, incompatibilité et limitation de la fructification par effet de compétition entre fruits).

1.1.3. La recherche agronomique, les arbres et l'ombrage dans les cacaoyères

Depuis le début du 20^{ème} siècle et jusque dans les années 80, les recherches agronomiques sur la culture du cacaoyer se sont concentrées sur la formulation d'un milieu écologique idéal pour que le cacaoyer exprime au mieux ses potentialités (Chevalier, 1906) : la production de cacao en plantations mono-spécifiques de cacaoyers où les plantes associées n'étaient envisagées que lorsqu'elles jouaient un rôle bénéfique vis-à-vis de la productivité de la culture principale.

A partir du choix du terrain et du précédent cultural avant l'installation de la cacaoyère, les recommandations des agronomes se heurtent au « problème des arbres associés ».

Qu'il s'agisse d'essences antagonistes de la croissance du cacaoyer comme *Acanthosyris pauloalvimii* au Brésil (Alvim and Seeschaaf, 1968) qui développe des suçoirs pénétrant les racines des cacaoyers, ou bien d'essences à trop forte compétition pour la lumière, pour les nutriments, ou enfin d'essences hôtes de bio-agresseurs qui affectent à la fois le rendement des cacaoyers et des espèces végétales associées (Schroth *et al.*, 2000), la liste des espèces à supprimer compte 24 espèces pour la Côte d'Ivoire et le Cameroun (Tableau 1).

Espèce antagoniste	Antagonisme	Région
<i>Adansonia digitata</i>	Hôte de bio-agresseurs	Ghana
<i>Blighia sapida</i>	Sans précision	Ghana
<i>Bombacea sp.</i>	Hôtes de bio-agresseurs	Côte d'Ivoire
<i>Bosqueia angolensis</i>	Sans précision	Cameroun
<i>Canthium glabriflorum</i>	Sans précision	Ghana
<i>Carapa procera</i>	Sans précision	Ghana
<i>Ceiba pentandra</i>	Hôte de bio-agresseurs	Ghana, Côte d'Ivoire
<i>Celtis sp.</i>	Sans précision	Cameroun
<i>Childonia sanguinea</i>	Compétition pour les ressources du sol	Côte d'Ivoire
<i>Chlorophora excelsa</i>	Hôte de bio-agresseurs	Côte d'Ivoire
<i>Cola chlamydantha</i>	Hôte de bio-agresseurs	Ghana, Côte d'Ivoire
<i>Cola cordifolia</i>	Ombrage excessif	Côte d'Ivoire
<i>Cola gigantea</i>	Hôte de bio-agresseurs, ombrage excessif	Ghana, Côte d'Ivoire
<i>Cola nitida</i>	Compétition pour les ressources du sol	Côte d'Ivoire
<i>Conopharyngia sp.</i>	Ombrage excessif	Côte d'Ivoire
<i>Corynanthe pachyceras</i>	Compétition pour les ressources du sol	Côte d'Ivoire
<i>Disthemonanthus benthamianus</i>	Sans précision	Cameroun
<i>Elaeis guineensis</i>	Sans précision	Côte d'Ivoire
<i>Erythrophleum guineensis</i>	Sans précision	Cameroun
<i>Khaya ivorensis</i>	Sans précision	Cameroun
<i>Klainedoxa gabonensis</i>	Sans précision	Cameroun
<i>Lannea welwitschii</i>	Sans précision	Cameroun
<i>Lecaniodiscus cupanoides</i>	Sans précision	Ghana
<i>Macaranga sp.</i>	Sans précision	Cameroun
<i>Macrolobium sp.</i>	Sans précision	Cameroun
<i>Mangifera indica</i>	Sans précision	Côte d'Ivoire
<i>Milicia excelsa</i>	Hôte de bio-agresseurs	Côte d'Ivoire
<i>Musanga cecropoides</i>	Sans précision	Ghana
<i>Myrianthus arboreus</i>	Sans précision	Cameroun, Ghana
<i>Myrianthus preussii</i>	Ombrage excessif	Côte d'Ivoire
<i>Nesogordonia papaverifera</i>	Compétition pour les ressources du sol	Côte d'Ivoire
<i>Pentaclethra macrophylla</i>	Sans précision	Cameroun
<i>Piptadenastrium africanum</i>	Compétition pour les ressources du sol	Côte d'Ivoire, Cameroun
<i>Rauwolfia vomitoria</i>	Ombrage excessif	Côte d'Ivoire
<i>Ricinodendron heudelotii</i>	Ombrage excessif	Afrique
<i>Sterculiaceae sp.</i>	Hôtes de bio-agresseurs	Côte d'Ivoire
<i>Tetraptera tetrapleura</i>	Sans précision	Cameroun
<i>Treculia africana</i>	Ombrage excessif	Côte d'Ivoire, Cameroun
<i>Triplochiton scleroxylon</i>	Compétition pour les ressources du sol	Côte d'Ivoire

Tableau 1. Espèces végétales antagonistes du développement du cacaoyer aux Cameroun, Ghana et Côte d'Ivoire.

Sources: Asare, 2005 ; Wright, 1999 ; Young, 1994 ; Mossu, 1992, 1990 ; Braudeau, 1969 ; Lavabre, 1958.

La nature et les mécanismes de ces antagonismes sont souvent mal connus et il n'existe pas, à notre connaissance, d'autres espèces antagonistes mentionnées dans la littérature. La difficulté à produire des recommandations à valeur universelle pour la culture du cacao provient de deux facteurs :

(i) La grande plasticité du cacao aux contraintes du milieu. Le cacao est une plante qui, dans sa zone écologique, peut s'adapter à une très grande variété de milieux biophysiques, sur des types de sols et dans des conditions de luminosité et de pluviométrie extrêmement variés. C'est pour cette première raison que Braudeau (1969) constate que plus certains facteurs écologiques s'éloignent de leur optimum (pluviométrie, qualité du sol,...), plus l'attention doit être portée sur les facteurs dont la régulation est possible (fumure, fertilisation minérale, régulation de l'ombrage,...).

(ii) La complexité des équilibres à trouver entre le niveau d'ombrage souhaitable et les autres facteurs de milieu. Le cacao est une plante ombrophile dont l'activité stomatique reste maximale même en plein soleil (Mossu, 1992), ce qui l'exclut de la catégorie des plantes sciaphiles selon Braudeau (1969). Par ailleurs, d'autres auteurs ont montré que la photosynthèse apparente du cacao augmente de 0% jusqu'à 20% de la luminosité totale naturelle. Au-delà, l'assimilation journalière de CO₂ ne s'élève que très faiblement et de plus fortes intensités lumineuses ont, dès 30% de lumière naturelle, un effet dépressif sur la photosynthèse, là où les espèces héliophiles atteignent et maintiennent leur taux d'assimilation maximal (Hutcheon, 1976 ; Okali and Owusu, 1975 ; Lemée, 1955). Cet effet est d'autant plus fort et précoce qu'il porte sur les feuilles sous auto-ombrage, c'est-à-dire plus régulièrement ombragées. Ces dernières caractéristiques incitent à porter le cacao, arbuste du sous-bois des forêts amazoniennes, au rang des plantes sciaphiles. Malgré cela, c'est en plein soleil qu'une plantation mature sous pluviométrie et nutrition minérale optimales, atteint ses meilleurs rendements. L'ombrage, selon Braudeau (1969), constitue un frein à la production, mais uniquement en conditions non limitantes. Wood and Lass (1985) décrivent une absence de réponse à l'apport d'engrais azoté de cacaoières sous ombrage léger et sur sols déficients en phosphore. Sur des sols moins déficients en phosphore, de faibles apports en azote (< 70 kg/ha) provoquent une augmentation des rendements. Cette hausse des rendements a pu être poussée par une augmentation des apports en azote, mais uniquement lorsqu'elle était couplée à un complément phosphoré. Le phosphore semble donc être l'élément minéral le plus limitant pour la production après l'eau. Dans des conditions de déficit hydrique ou de carences minérales des sols, l'absence d'ombrage manifeste au contraire un effet dépressif sur les rendements (Braudeau, 1969). Finalement, le niveau d'ombrage d'une cacaoière et ses besoins nutritionnels sont donc indissociables (Wood and Lass, 1985 ; Bonaparte, 1975). Vernon (1967) montre une relation quasi-linéaire entre le rendement du cacao et la lumière disponible dans la gamme de 30 à 60% du plein soleil.

Cependant, la modélisation de la gamme complète des expositions de 0 à 100% du plein soleil donne une relation quadratique entre le rendement du cacaoyer et son degré d'exposition à la lumière, confirmant la nécessité d'un ombrage pour le cacaoyer. Aucun de ces résultats ne prend en compte la part des radiations lumineuses effectivement actives pour la photosynthèse (Beer *et al.*, 1998). Enfin, Ahenkorah *et al.* (1974) ont par ailleurs montré que la longévité des cacaoyers cultivés en plein soleil est moindre que sous ombrage.

Les conditions de culture sub-optimales sont celles de la grande majorité des cacaoyères cultivées dans le monde (Jagoret *et al.*, 2009 ; Wright, 1999 ; Alary, 1996) et la majorité des auteurs s'accordent à dire que la culture du cacaoyer en plein soleil ne peut en aucun cas être recommandée comme une pratique commerciale saine (Freeman, 1964) et ne doit s'appliquer que dans les conditions où tous les autres facteurs environnementaux et de gestion de la parcelle sont durablement favorables. « *L'ombrage joue un rôle de régulateur : en limitant les besoins, il limite les risques en assurant une régularité de la production, à un niveau certes moindre que les exploits obtenus en station expérimentale mais néanmoins acceptable.* » (Braudeau, 1969). L'ombrage n'est donc un facteur limitant pour la production que si tous les autres facteurs sont favorables. C'est en d'autres termes ce que Chevalier (1906) concluait au début du XX^{ème} siècle en disant que « *les facteurs doivent être considérés dans leur ensemble et l'ombrage est le levier par lequel l'agriculteur peut agir sur ces conditions de milieu* ». L'ombrage modifie la quantité de lumière, les températures et les mouvements d'air dans la cacaoyère et affecte directement la photosynthèse, la croissance et le rendement du cacaoyer (de Almeida and Valle, 2007 ; Zuidema *et al.*, 2005).

Parmi toutes les options envisageables, le précédent forestier représente la configuration idéale pour l'installation d'une cacaoyère, en particulier s'il s'agit d'une forêt secondaire jeune dont les arbres de sous bois pourront servir d'ombrage temporaire et dont les arbres de la canopée seront peu nombreux et facilement éliminables. L'intérêt d'une installation sur précédent forestier réside donc dans l'opportunité offerte par un ombrage déjà en place et qu'il faudra simplement éclaircir et éventuellement compléter.

La « rente forêt », décrite par Ruf (1995) et qui garantit à la fois fertilité du sol et la faible probabilité de présence de bio-agresseurs du cacaoyer (champignons pourridiés des racines - *Leptoporus lignosus*- ; Maladies cryptogamiques dont la Moniliose (*Moniliophthora roreri*) et le Balais de sorcière (*Crinipellis pernicioso*) en Amérique latine, ou les *Phytophthora palmivora* et *P. megacarya* en Afrique ; Ravageurs comme les mirides,...) est un autre facteur important en faveur du précédent forêt, même si la perte de structure arborée peut occasionner postérieurement la chute de certains grands arbres.

Sur ce précédent idéal, la recherche agronomique préconise préférentiellement l'abattage total et préalable d'une forêt ancienne sans sous-bois avec tronçonnage, andainage et brûlis des résidus et dessouchage, suivi immédiatement de l'installation de l'ombrage temporaire.

En seconde alternative, l'éclaircie puis l'abattage total postérieur (dès 2 ans après semis des cacaoyers) d'une forêt jeune offrant une strate en sous-bois utilisable pour l'ombrage temporaire des cacaoyers.

Sur d'autres précédents (vivrier ou pâtre) : le sol étant en général plus dégradé, les auteurs (Wright, 1999 ; Wood and Lass, 1985 ; Braudeau, 1969) suggèrent une régénération par jachère de plusieurs années, puis l'installation d'un ombrage à croissance rapide, accompagné d'une fumure éventuelle et de plantes de couverture (riz, arachide, niébé, gombo, *Flemingia macrophylla* en haies interlignes ou encore *Crotalaria* spp et *Centrosema pubescens*) pour limiter la croissance d'adventices et les travaux de désherbage.

La culture du cacaoyer est possible sur une très large gamme de sols et ce n'est qu'en combinant le facteur sol aux autres facteurs de milieu qu'il sera possible de déterminer si un sol convient dans des conditions particulières (Braudeau, 1969 ; Wood and Lass, 1985). En conditions idéales de pluviométrie et sur terrain plat, les caractéristiques idéales de sol pour le cacaoyer peuvent être résumées dans le tableau 2.

Caractéristique	Valeurs	Objectifs
Profondeur	1 – 2 mètres	Développement de la racine pivotante.
Texture	Sablo-argileuse	Rétention et drainage, selon pluviométrie
pH	5 – 8	Sol neutre à très légèrement acide
Matière organique (0-20 cm)	>3,5%	Forte matière organique dans la zone d'absorption maximale du cacaoyer.
N total/P total	1,5	
Teneur en P assimilable	P~180 ppm P ₂ O ₅ ~0,229%	
Teneur en bases échangeables	K(8%), Ca (68%), Mg (24%)	Equilibre des éléments nécessaire à la nutrition minérale du cacaoyer pour la production de cacao.
Taux de saturation minimal en bases échangeables	60%	
Relation d'équilibre optimal bases échangeables/azote	S = 8,9 N - 6,15	

Tableau 2. Caractéristiques d'un sol optimal pour la culture du cacaoyer. D'après Wright (1999), Mossu (1992), Wood and Lass (1985) et Braudeau (1969).

L'ombrage parfois dense donné par les arbres de la canopée et par les cacaoyers eux-mêmes fournit une litière épaisse et humide faite des feuilles et de débris végétaux, qui constitue un mulch chargé de nutriments de grande importance pour la santé des cacaoyers et de la canopée (Hartemink, 2005 ; Beer *et al.*, 1998 ; Young, 1994). La chute des feuilles de la canopée fournit un apport de litière à raison de 14 Mg ha⁻¹ an⁻¹ et constitue un apport en azote de l'ordre de 340 kg N ha⁻¹ an⁻¹ dans les agro-forêts d'Amérique Centrale (Beer *et al.*, 1998).

La présence de certaines espèces végétales –notamment de la famille des Fabacées– permet la fixation d’azote atmosphérique, et contribue ainsi à augmenter l’efficacité rendements/intrants du système de culture (Rice and Greenberg, 2000).

Le système racinaire de surface (0-20 cm) du cacaoyer, où se produit la majorité de l’absorption minérale, possède des mycorhizes (Laycock, 1945) jouant un rôle fondamental dans l’absorption des minéraux contenus dans l’horizon supérieur du sol (Janos, 1980).

Selon Janos (1980), les essences typiques des forêts pluviales tropicales, à grosses graines comme le cacaoyer, dépendraient même obligatoirement du mycorhize pour leur alimentation minérale, en particulier en début de croissance. La présence de ces mycorhizes est directement liée à la qualité de la litière et à son humidité (Young, 1994), et par conséquent au climat et à la qualité de l’ombrage associé aux cacaoyers. Ceci explique la nécessité d’emploi des engrais minéraux dans le cas de cacaoyères cultivées en plein soleil (Braudeau, 1969) et explique dans le même temps l’emploi de légumineuses (*Gliricidia sepium*) comme plantes d’ombrage contribuant au flux de litière et d’éléments minéraux accessibles aux cacaoyers, depuis l’époque des Mayas (Young, 1994 ; Wood and Lass, 1985). Enfin, chez d’autres plantes pérennes, l’infection mycorhizienne accroît la précocité et la durée de floraison, la proportion de fleurs donnant des fruits matures et le nombre de fèves par cabosse formée (Alexander, 1986).

Cette association chez le cacaoyer est probablement, dans de bonnes conditions de pollinisation, un facteur stimulant la productivité des arbres en symbiose avec le mycorhize (Young, 1994). Young (1982) émet l’hypothèse que ces mycorhizes seraient des champignons généralistes et opportunistes vis-à-vis des espèces végétales qu’ils infectent et que l’installation de cacaoyères sous un ombrage forestier préexistant, ou en association avec d’autres espèces ligneuses plantées, faciliterait l’infection des cacaoyers par le champignon.

La recherche agronomique cacaoyère recommande des dispositifs de plantation en lignes équidistantes pour faciliter les opérations de récolte et d’entretien. Le choix de la densité dépend de l’éloignement par rapport à la situation optimale (Tableau 3). En particulier, la densité à l’installation sera d’autant plus forte que la pluviométrie et la qualité du sol seront limitantes, ceci afin de favoriser une jonction précoce des canopées des cacaoyers et donc l’installation rapide d’un auto-ombrage maximum des cacaoyers. Cet auto-ombrage minimisera l’apparition d’adventices compétitrices, les pertes d’eau du sol par évaporation et favorisera la protection du sol. Cette augmentation de densité générera des rendements par cacaoyers plus faibles si des apports en intrants minéraux azotés et surtout phosphorés ne sont pas effectués (Wood and Lass, 1985).

Densité (Cacaoyers ha ⁻¹)	Espacement (Mètres)	Conditions de culture
952	3,0 x 3,5	Bon sols avec forte pluviométrie
1 666	3,0 x 2,0	Pluviométrie < 1500 mm/an
1 600 à 2 000	2,0 x 2,5	Sols fortement dessaturés, sans apport de fumure minérale
> 5 000	1,5 x 1,5	Super intensives : plein soleil, fumure minérale et organique,
	1,0 x 1,5	traitements phytosanitaires.

Tableau 3. Densités et espacements recommandés selon les conditions de mise en culture.

Sources : Wright (1999) ; Mossu (1992 ; 1990) ; Braudeau, 1969.

Selon Mossu (1990), les distances de plantation habituellement recommandées permettent aux cacaoyers d'atteindre des tailles de 5 à 7 mètres de haut. Le cacaoyer est traditionnellement cultivé sous un ombrage permanent plus ou moins dense allant des cocotiers aux légumineuses fixatrices d'azote ou aux grands arbres résiduels de la forêt naturelle. Plus de 3000 espèces ligneuses ont été décrites dans les systèmes agroforestiers (Burley and von Carlowitz, 1984) et nous avons recensé au moins 234 espèces de plantes citées dans la littérature comme étant associées aux cacaoyers en qualité d'ombrage permanent (Annexe 1).

Au fur et à mesure de leur développement, les canopées des cacaoyers se rejoignent pour former une couverture uniforme. Cette jonction des canopées est essentielle pour garantir de hauts rendements, qui sont toujours associés à un auto-ombrage très dense et à un ombrage léger fourni par les strates supérieures (Figure 5). Cependant, les auteurs ne commentent pas les différences de comportement attendues de la part des cacaoyers sous ombrage comparé à ceux restant en pleine lumière dans le dispositif de la figure 5 proposé par Wood and Lass (1985). La distribution des hydrates de carbone produits par la photosynthèse vers les fèves en développement sous forme de graisse végétale accumulée dépend de cette qualité d'ombrage (Wright, 1999). Dans des conditions optimales de sol, de pluviométrie et d'entretien, l'ombrage doit être dense dès l'installation de la cacaoyère (50% à 75% d'ombre), puis être réduit (25% à 50%) à partir de la 2^{ème} année de croissance des cacaoyers et enfin éliminé (plein soleil), quand la jonction des canopées a été faite et que les cacaoyers ont atteint leur plein développement (Braudeau, 1969), soit entre la 3^{ème} et la 5^{ème} année.

Les rejets, ou gourmands, s'ils ne sont pas éliminés régulièrement, peuvent s'enraciner et le cacaoyer présente alors un aspect touffu. Selon Braudeau (1969), le cacaoyer ne doit subir aucune opération de taille du type de celle développée en arboriculture fruitière. Seule est recommandée une taille de formation par suppression des gourmands et un entretien sanitaire par élimination des branches mortes ou tombantes, en particulier chez les cacaoyers issus de boutures plagiotropes

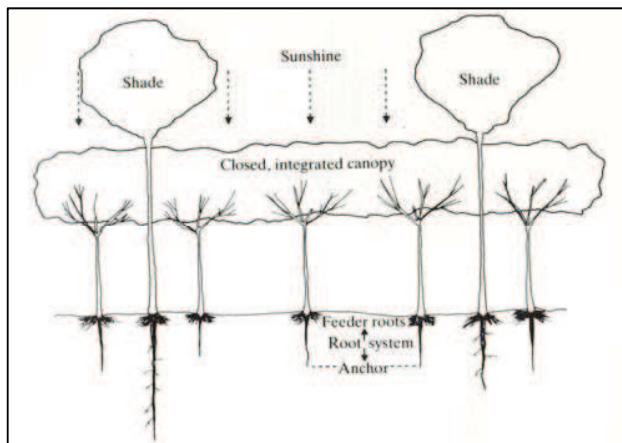


Figure 5. La cacaoyère idéale, d'après Wood and Lass (1985). La jonction des canopées des cacaoyers est complète, assurant un auto-ombrage maximum. L'ombrage associé fourni par les strates supérieures est modéré.

Le désherbage est recommandé au cours de la période qui va du semis à la jonction des canopées du cacaoyer, soit en pratique les 4 premières années de vie des cacaoyers. La recherche agronomique recommande l'application d'herbicides de contact alternés avec des herbicides de translocation : paraquat et glyphosate + Sulfate d'ammoniaque, ou 2,4-D pour certaines dicotylédones résistantes.

Braudeau (1969) proscrit tout travail du sol, même dans une jeune plantation, afin de préserver les racines absorbantes de surface des cacaoyers dont le rôle est crucial pour la nutrition minérale de la plante (Muñoz, 1993). L'utilisation des engrais en culture cacaoyère est une pratique peu répandue (Assiri *et al.*, 2009 ; Mejia and Canales, 2009) et rarement rentable sous ombrage permanent car l'effet des engrais sur la productivité est limité par l'ombrage (Braudeau, 1969). Le passage de conditions ombragées à des conditions de plein soleil génère ainsi une forte demande en azote (Murray, 1955) et les jeunes plants de cacaoyer demandent plus de phosphore et de potassium avant l'installation complète de l'auto-ombrage. Un apport d'engrais doit donc être envisagé sur cacaoyère en plein soleil, à partir d'un diagnostic sol et en prenant en compte les exports dus aux récoltes. Selon Murray (1955), une tonne de cacao marchand et les cabosses vides qui lui correspondent représentent un export de 45 kg (N), 65 kg (K₂O), 13 kg (MgO), 13 kg (P₂O₅) et 10 kg (CaO).

I.2. Productivité et structure des cacaoyères cultivées en milieu paysan

I.2.1. Productivité et modes de production

La majeure partie des connaissances sur la productivité du cacaoyer provient d'essais en station de recherche et en milieu contrôlé (Somarriba and Beer, 2011 ; Bourgoing and Todem, 2010a ; 2010b ; Dubón and Sánchez, 2007 ; Navarro and Mendoza, 2006 ; FHIA, 2004 ; Ramirez *et al.*, 2001 ; Mossu, 1990, 1992 ; Wood and Lass, 1985 ; Braudeau, 1969). Braudeau (1969) signalait déjà l'insuffisance de la production cacaoyère mondiale qui, malgré une forte expansion depuis la fin de la seconde guerre mondiale, ne parvient pas à satisfaire la demande croissante (Hanak Freud *et al.*, 2003). Lorsqu'il est issu de semis, directement en champ ou en pépinière, le cacaoyer produit ses premiers fruits entre 2,5 et 4 ans d'âge. Il atteint son plein rendement entre 6 et 7 ans puis son plein développement et son rendement maximum autour de 8 à 10 années (Figure 6.). La variabilité de rendement des cacaoyers d'une année à l'autre est affectée d'avantage par la pluviosité que par tout autre facteur climatique. Le cacaoyer est très sensible à une différence hydrique, tout particulièrement lorsqu'il est en concurrence avec d'autres plantes, d'ombrage ou adventices. Une cabosse moyenne contient 100 à 120 g de fèves fraîches. Le poids d'une cabosse varie de 200 à 1000 g et est en moyenne de 450 g. Sa taille à maturité varie de 10 à 35 cm, avec une moyenne de 17,5 cm. Le poids relatif moyen du mucilage est de 30 à 54% (Braudeau, 1969) mais dépasse rarement les 40%.

Mossu (1990, 1992) écrit qu'une plantation bien conduite peut demeurer rentable au moins pendant 25 à 30 ans et jusqu'à 40 ans au maximum (Braudeau, 1969). Cette durée de vie économique doit néanmoins s'entendre dans le cas d'un peuplement de cacaoyers d'âges homogènes, en l'absence de pratiques de régénération ou de réhabilitation, et dans un contexte économique non limitant. Dans la plupart des situations de production en Afrique et en Amérique, l'âge des cacaoyers n'est pas homogène car des pratiques de replantation et de régénérations sont couramment conduites chaque année et arbre par arbre dans les cacaoyères paysannes (Jagoret *et al.*, 2011 ; Assiri *et al.*, 2009 ; Deheuvels, 2007 ; Assiri *et al.*, 2005 ; Hanak Freud *et al.*, 2003 ; Deheuvels *et al.*, 2003). Il existe de nombreuses pratiques de réhabilitation, de régénération et de replantation des cacaoyères (Petithuguenin *et al.*, 2004). La recherche agronomique (Braudeau, 1969 ; Wood and Lass, 1985 ; Mossu, 1990, 1992) recommande majoritairement les techniques les plus intensives : replantation totale ou partielle, par blocs ou bandes successifs sur plusieurs années. Les techniques sélectives de replantation ou de régénération par rejet (et éventuellement greffage sur rejet) de tronc recépé à la formation de la première couronne menées arbre par arbre ou entre les vieux cacaoyers, sont jugées peu efficaces car les jeunes plants se trouvent soumis aux bio-agresseurs des vieux plants et car le greffage requiert une main d'œuvre qualifiée.

Ces dernières sont néanmoins les seules techniques appliquées en milieu paysan (Deheuvels, 2007 ; Deheuvels *et al.*, 2005 ; Petithuguenin *et al.*, 2004)

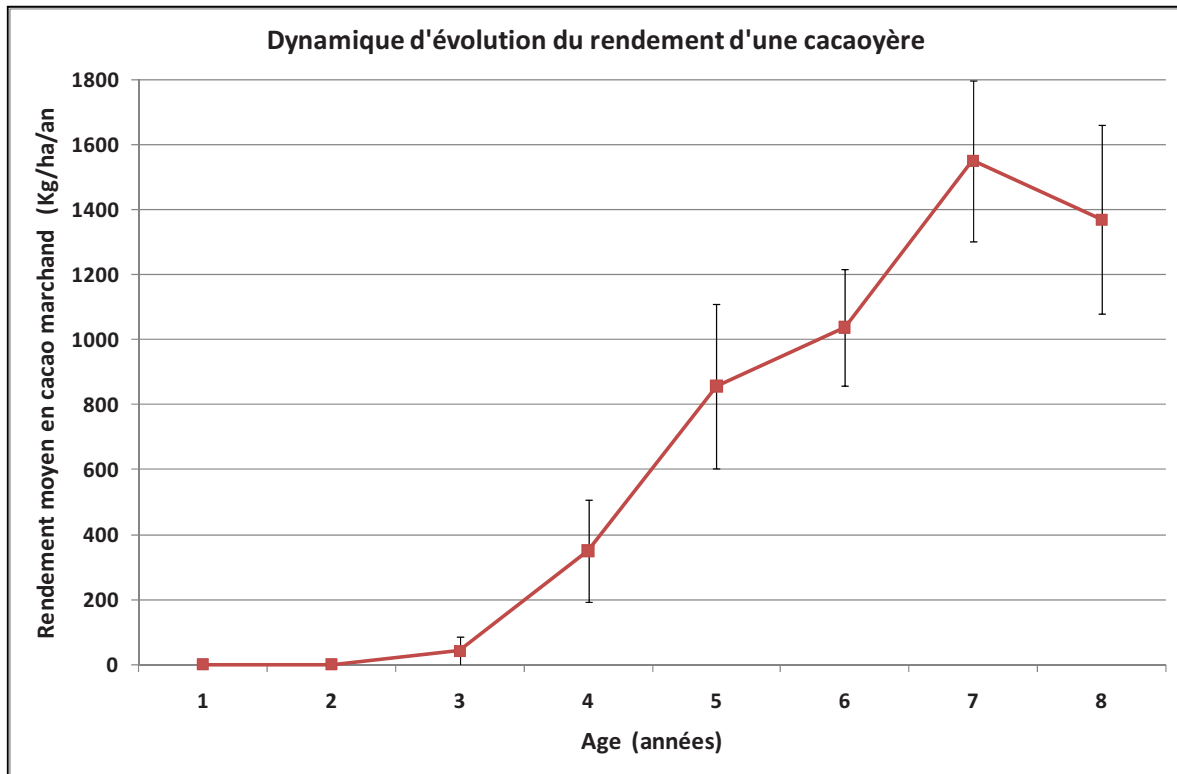


Figure 6. Courbe d'évolution moyenne du rendement d'une cacaoyère construite à partir des données de Wood and Lass (1985 –Table 6-12, p. 161), portant sur 8 cacaoyères cultivées de manière intensive et en plein soleil. L'année 0 est l'année de semis.

La production de cacao dans le monde est aujourd'hui le fait de petites exploitations familiales, toutes situées dans les tropiques humides, et la culture du cacaoyer y est généralement pratiquée dans des systèmes agroforestiers (Franzen and Borgerhoff Mulder, 2007 ; Young, 1994). Si la production annuelle théorique attendue par arbre se situe aux alentours de 100 à 200 cabosses, leur productivité est en réalité de 30 à 40 cabosses par an (Young, 1994), ce à quoi il faut retirer les pertes dues aux bio-agresseur. Les pertes de récolte dues aux maladies, aux insectes, oiseaux, chauves-souris, écureuils, singes, rats et autres ravageurs, ont été reportées depuis le 16^{ème} siècle et sont encore aujourd'hui importantes (Young, 1994). Les pertes de récolte dues à la moniliose (*Moniliophthora roreri*), maladie cryptogamique des cabosses, peuvent atteindre plus de 90% de la récolte en Amérique du Sud et Centrale (Krauss *et al.*, 2006 ; Krauss and Soberanis, 2001 ; Phillips-Mora *et al.*, 2007). Dans certains pays d'Amérique latine, les pertes causées par cette maladie ont été si sévères qu'elles ont provoqué l'abandon de la cacao-culture dans des régions entières, en particulier au Costa Rica (Enriquez *et al.*, 1981).

Type d'association et situation	Densité de cacaoyers (Pieds ha ⁻¹)	Rendement observé [ou attendu] à maturité (kg de cacao sec ha ⁻¹ an ⁻¹)	Région	Sources
<i>Elaeis guineensis</i>	696	[1 000]	Afrique	Bourgoing and Todem (2010a ; 2010b)
<i>Cocos nucifera</i>	813	[1 000]		
<i>Citrus</i> sp. ; <i>Musa</i> spp ; <i>Persea americana</i> ; <i>Dacryodes edulis</i>	972	[1 000]		
Agroforêts dont <i>Elaeis guineensis</i> , <i>Persea americana</i> , <i>Citrus sinensis</i> , <i>Citrus reticulata</i> , <i>Ricinus dendron heudelotii</i> et <i>Dacryodes edulis</i>	600	300	Cameroun	Gockowski <i>et al.</i> (2004)
Agroforêt pionnière sur défriche forestière	nc	308,4	Cameroun	Jagoret <i>et al.</i> (2008 et 2009)
Agroforêt sur savane	nc	354,8		
Agroforêt post-pionnière stabilisée	nc	246,9		
Agroforêt sénescence	nc	155,7		
<i>Cordia alliodora</i>	916	681	Honduras	FHIA (2004)
<i>Cedrela odorata</i>	916	882		
<i>Gliricidia sepium</i>	916	792		
<i>Nephelium lappaceum</i>	916	824		
<i>Cordia megalantha</i>	1100	887,4	Honduras	Dubón and Sánchez (2007)
<i>Cedrela odorata</i>	1100	1142,2		
<i>Gliricidia sepium</i>	1100	1042,7		
Agroforêts non décrites	nc	165 - 381	Honduras	Mejía and Canales (2010)
<i>Cajanus cajan</i> + <i>Cordia alliodora</i> , <i>Hymenaea courbaril</i> , <i>Tabebuia ochracea</i> , <i>Cedrela odorata</i> , <i>Psidium guajaba</i>	987	779	Nicaragua	Navarro and Mendoza (2006)
<i>Gliricidia sepium</i>	1111	802	Costa Rica (Talamanca)	Somarrriba and Beer (2011)
<i>Erythrina poeppigiana</i>	1111	903		
<i>Inga edulis</i>	1111	829		
Agroforêts non décrites	nc	100 - 200	Costa Rica (Talamanca)	Somarrriba <i>et al.</i> (2003)
<i>Cordia alliodora</i>	1111	721	Panama	Somarrriba and Beer (2011)
<i>Inga edulis</i>	1111	767		
<i>Tabebuia rosea</i>	1111	727		
<i>Terminalia ivorensis</i>	1111	669		
Cacao monoculture	1111	1191	Panama	Ramirez <i>et al.</i> (2001)
<i>Musa</i> AAB et <i>Cordia alliodora</i>	833	1191		
<i>Musa</i> AAB et <i>Cordia alliodora</i>	741	1058		
<i>Musa</i> AAB et <i>Cordia alliodora</i>	556	795		
<i>Musa</i> AAB et <i>Cordia alliodora</i>	370	529		
<i>Musa</i> AAB et <i>Cordia alliodora</i>	278	398		

Tableau 4. Densités et rendements de la population de cacaoyers de systèmes agroforestiers décrits dans la littérature (nc : non communiqué).

Ce n'est que depuis les années 90 que la productivité des cacaoyères en milieu paysan et dans des systèmes agroforestiers a commencée à être étudiée (Tableau 4) et a fait l'objet de plusieurs publications (Aguilar *et al.*, 2005 ; Deheuvels and Drogué, 2002 ; Deheuvels *et al.*, 2010, 2005 ; Gockowski *et al.*, 2004 ; Jagoret *et al.*, 2008, 2009 ; Lamanda *et al.*, 2010 ; Mejia and Canales, 2010 ; Ruf *et al.*, 2010 ; Somarriba *et al.*, 2003).

Il n'existe pas, à notre connaissance, de données publiées sur la productivité des cacaoyers sauvages en milieu naturel.

1.2.2. Les modes de production agroforestiers

Sur les 5 millions d'hectares de systèmes agroforestiers paysans à base de cacaoyers (Gockowski *et al.*, 2004), une partie a été étudiée pour la productivité en cacao.

Ces systèmes sont, dans la grande majorité des publications, caractérisés uniquement par un inventaire botanique des espèces formant les strates supérieures à celle des cacaoyers (Asare, 2005 ; ASB, 2000 ; Gockowski and Dury, 1999 ; Sonwa, 2004 ; Zapfack *et al.*, 2002 ; Sonwa *et al.*, 2001).

Le nombre d'espèces recensées dans ces systèmes à travers le globe est conséquent (Annexe 1) et de nombreuses espèces fruitières et à bois d'œuvre ont été décrites ainsi que leurs usages (Cotta *et al.*, 2006 ; de Almeida *et al.*, 2006; Ekenade and Egbe, 1990 ; Famaye *et al.*, 2005; Herzog, 1994; Kolade, 1986; Ofori-Frimpong *et al.*, 2005; Oladokun, 1990 ; Oladokun and Egbe, 1990 ; Osei-Bonsu *et al.*, 2002, 2005). Il s'agit dans tous les cas de systèmes agroforestiers et dans la majeure partie d'agroforêts. Torquebiau (2007) définit l'agroforesterie comme une « *mise en valeur du sol par l'association simultanée ou séquentielle de ligneux et de cultures saisonnières ou d'animaux, afin d'obtenir des produits ou des services utiles à l'homme* » qui peut être déclinée en 5 ensembles de systèmes agroforestiers dont 3 types d'agroforêts. Ces agroforêts sont caractérisées par « *une composante arborée multi-étagée, dense et diversifiée* », qui confère à la parcelle cultivée une « *physionomie typiquement forestière* » (Torquebiau, 2007)

Les plantes associées aux cacaoyers produisent à la fois des biens (fruits, bois d'œuvre, bois de chauffe, liens, produits médicinaux, produits artisanaux, résines, etc.) et des services (valeurs culturelle et esthétique ; conservation de la biodiversité, des sols et de l'eau ; régulation des populations de bio-agresseurs et d'adventices ; capture du carbone atmosphérique et mitigation du changement climatique, etc.) pour les producteurs et leurs familles, mais également pour la société dans son ensemble (Bentley *et al.*, 2004; Inaforesta, 2011; Rice and Greenberg, 2000; Ruf and Schroth, 2004; Schroth and Harvey, 2007; Somarriba and Beer, 2011).

Certains auteurs se sont penchés sur la question des différents produits issus des systèmes agroforestiers paysans à base de cacaoyers (Somarriba *et al.*, 2001 ; Sonwa *et al.*, 2002). Simons and Leakey (2004) définissent ainsi deux catégories de produits issus des agroforêts à base de cacaoyers : les produits ligneux, c'est-à-dire le bois, appelés « Agroforestry Tree Products » (AFTPs) à distinguer des produits non-ligneux baptisés « non-timber forest products » (NTFPs).

Le peuplement végétal associé aux cacaoyers des agroforêts est d'une grande richesse spécifique et de structure complexe, alliant différentes strates verticales à une grande diversité de configurations spatiales mais aussi temporelles (Ameyaw-Oduro *et al.*, 2005 ; Asare, 2005 ; Bentley *et al.*, 2004 ; Bobo *et al.*, 2006 ; Hervé and Vidal, 2008 ; Salgado-Mora *et al.*, 2007 ; Sambuichi, 2002 ; Somarriba and Harvey, 2003 ; Sonwa *et al.*, 2007).

Cependant, malgré une abondante littérature décrivant une certaine variété de structures des systèmes agroforestiers à base de cacaoyers dans le monde (Figures 7 à 11), la grande majorité des travaux publiés contourne la question de la complexité et de sa grande variabilité entre régions, entre exploitations d'une même région, entre parcelles d'une même exploitation et même à l'intérieur d'une même parcelle (Somarriba and Beer, 2011).

La très grande majorité des travaux simplifient cette question en choisissant un seul type de SAF cacao (APPTA, 2007 ; Somarriba, 2005 ; Johns, 1999) ou deux (Rice and Greenberg, 2000). Les travaux de Gidouin *et al.* (2010) et de Somarriba et Harvey (2003) sont les seuls à notre connaissance, qui illustrent la diversité de structure et de composition botanique des systèmes agroforestiers à base de cacaoyers dans une région donnée (Fig. 11). Nous n'avons pas trouvé de travaux traitant de la variabilité et de la diversité de structure de la végétation de ces systèmes agroforestiers en relation avec la productivité de la culture principale.

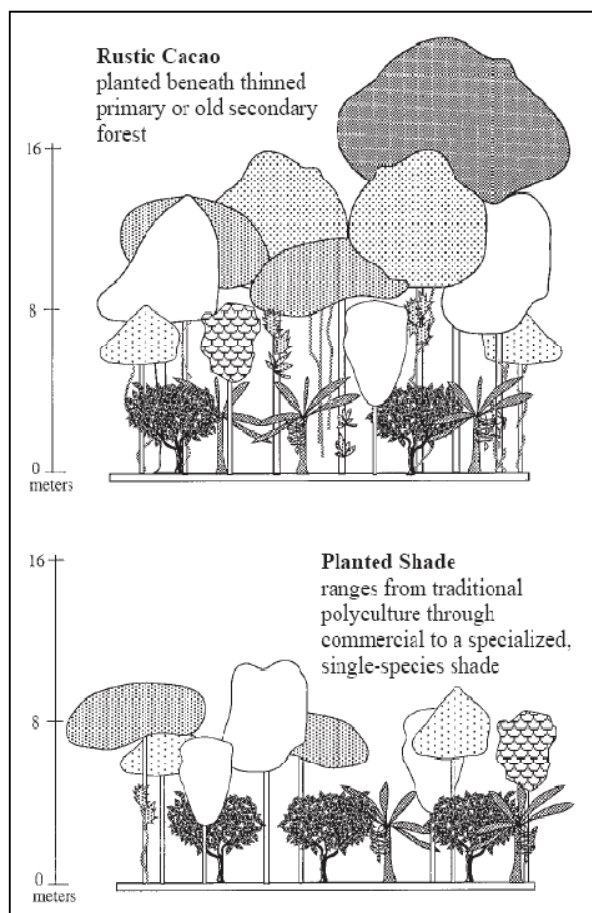


Figure 7. Les auteurs considèrent les systèmes agroforestiers à base de cacaoyers sous deux grands ensembles : i) rustique, sur précédent forêt et multistrates et ii) sous ombrage planté et monostratifié, de moindre diversité végétale et plus dense en cacaoyers.

Source : Rice and Greenberg (2000)

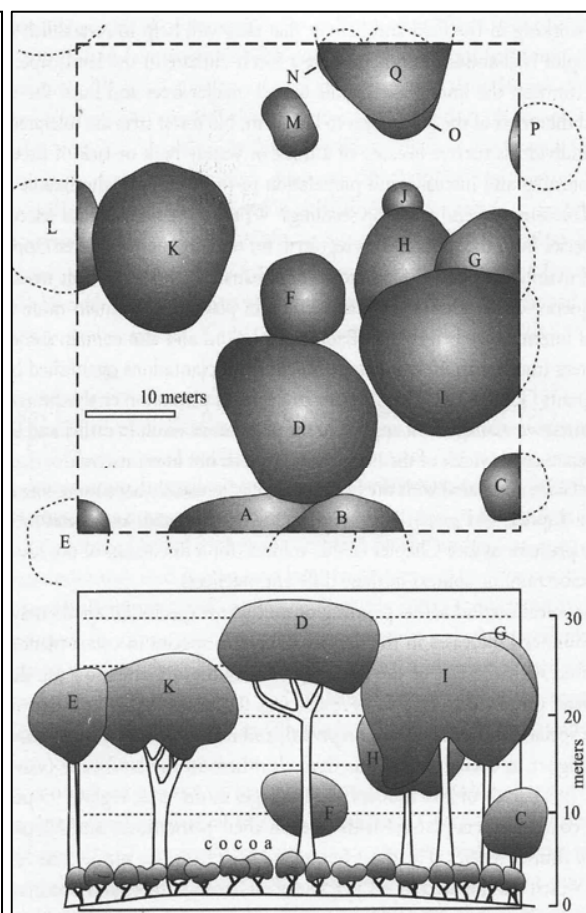


Figure 8. Système agroforestier « Cabruca » à base de cacaoyers de la région de Bahia, Brésil. La structure est appréhendée sous sa dimension verticale par un découpage en 3 strates de hauteur, avec des valeurs de densité végétale totale par strate, d'encombrement des canopées et un inventaire botanique.

Source : Johns (1999)

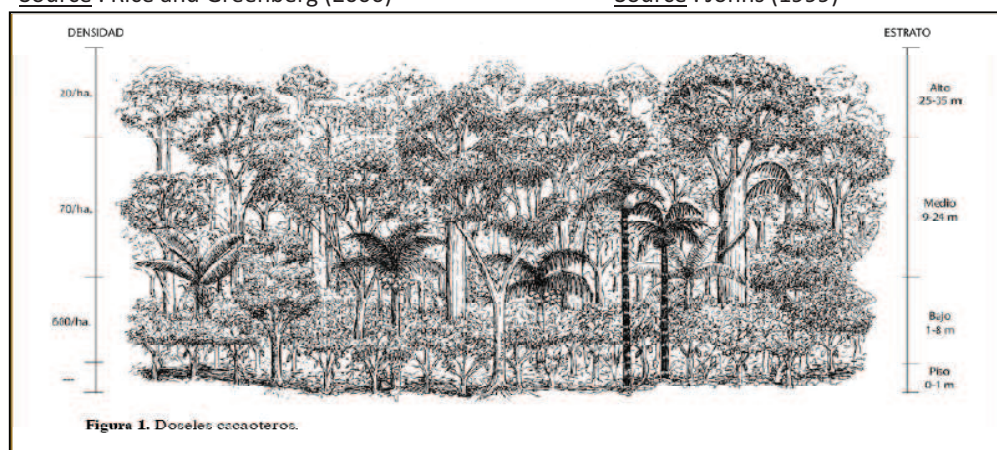


Figure 9. Agroforêt à base de cacaoyers. La structure est appréhendée dans sa dimension verticale par un découpage en 4 strates de hauteur, avec des valeurs de densité végétale totale par strate. Cette représentation figure également de nombreux éléments de la richesse botanique de ces agroforêts.

Source : Somarriba (2005)

Le "système de culture agroécologique à base de cacaoyers à Talamanca"

(D'après APPTA, 2007)

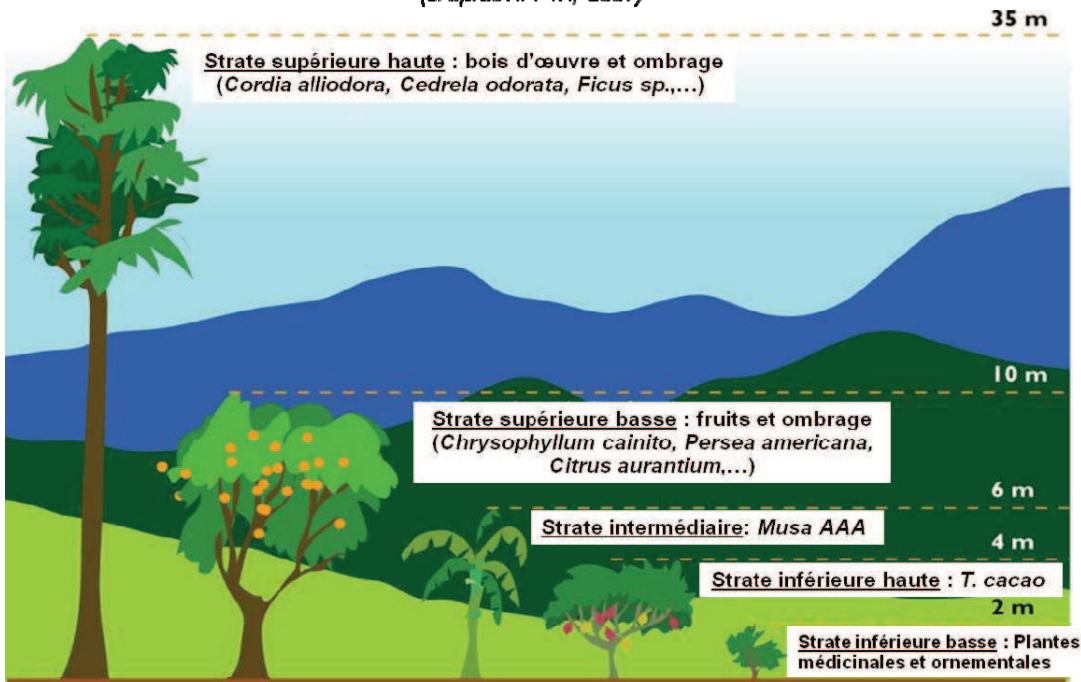


Figure 10. Représentation synthétique des systèmes agroforestiers à base de cacaoyers cultivés par les membres de l'association de producteurs APPTA, Talamanca (Costa Rica). Stratification, composition botanique par strate, produits et services sont les critères utilisés par APPTA pour décrire les systèmes produisant le cacao que l'association exporte

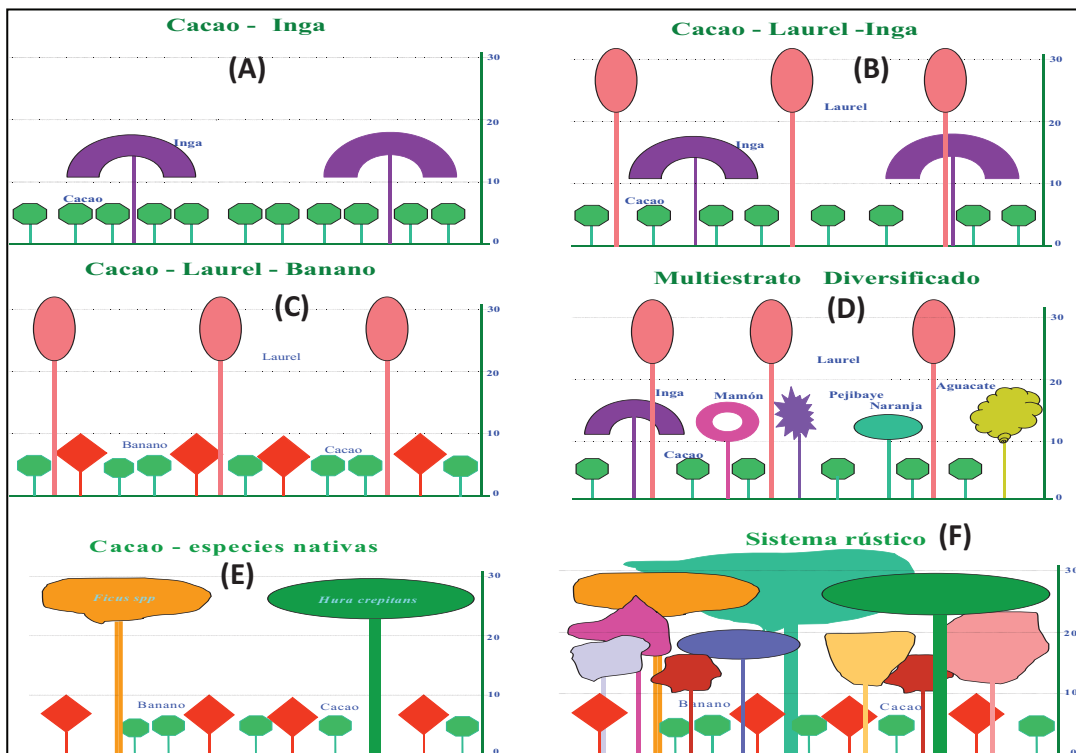


Figure 11. Typologie des systèmes agroforestiers à base de cacaoyers de Talamanca (Costa Rica), d'après Somarriba and Harvey (2003). (A)=association cacao/Inga sp. ; (B)=association cacao/Inga sp./Cordia alliodora ; (C)=association cacao/C. alliodora/Musa sp. ; (D)=association cacao/C.alliodora/arbres fruitiers ; (E)=association cacao/Musa sp./Ligneux endémiques ; (F)= agroforêt ou « système rustique ».

I.3. Diversités végétale et animale des systèmes agroforestiers à base de cacaoyers : état des connaissances.

La disparition de la forêt tropicale se produit à un rythme constant de plus de 12 millions d'hectares chaque année (Marcoux, 2000). L'exploitation forestière industrielle, la conversion vers l'agriculture et les feux de forêt sont responsables de l'essentiel de la déforestation aujourd'hui et la modification d'habitats constitue la principale cause de perte de biodiversité et de réduction des services écosystémiques (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). La prise de conscience environnementale de la fin des années 90 a généré de nombreux travaux portant sur les services écologiques (Annexe 2) en tant que processus biologiques produisant des bénéfices pour l'homme fournis par les systèmes agroforestiers à base de cacaoyers. Les systèmes agroforestiers tropicaux ont été, dès la fin des années 90, mis en avant comme une stratégie de gestion des ressources naturelles qui pourrait ajouter aux objectifs agricoles classiques un service de conservation de la biodiversité sauvage (Izac and Sanchez, 2001 ; Schroth *et al.*, 2004). Les régions de cacaoculture à l'échelle mondiale sont toutes au contact ou à l'intérieur des zones de haute valeur de conservation (hot spots) pour la biodiversité (Fig. 12).

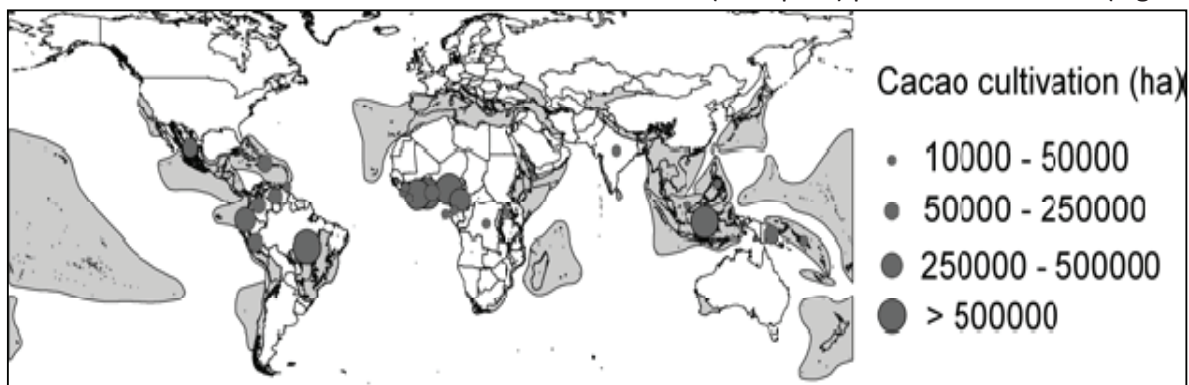


Figure 12. D'après Clough *et al.* (2009), hotspots de la biodiversité mondiale en gris clair (Conservation International, 2005; le hotspot de la forêt guinéenne est caché par les figurés de surface cacaoyère) et surface cultivée en cacaoyer par pays (Données de production 2007, FAOSTAT 2009).

La biodiversité est définie comme la diversité intra et interspécifique des êtres vivants, terrestres ou aquatiques, et des complexes écologiques auxquels ils appartiennent (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). La biodiversité des cacaoyères a tout d'abord fait l'objet de recherches nombreuses dans le domaine de la connaissance de la diversité, spécifique et intraspécifique, des bio-agresseurs du cacaoyer (insectes et champignons essentiellement) et des mécanismes expliquant leur impact sur la production cacaoyère. Le taux d'infestation par les bio-agresseurs des cacaoyers cultivés est très nettement supérieur à celui des cacaoyers sauvages trouvés en forêt (Mossu, 1992). Par ailleurs, le stress subi par les cacaoyers sous l'attaque de bio-agresseurs est plus marqué en situation de plein soleil ou d'ombrage léger (Young, 1994). Ces situations de plein soleil sont aussi celles que recommandait la recherche agronomique du 20^{ème} siècle.

En revanche, dans les systèmes agroforestiers, on sait que certains mécanismes écologiques favorisent la productivité de la culture principale. Les rongeurs ou singes, attirés par la couleur des cabosses (Janson, 1983), perforent les fruits sur l'arbre et offrent ainsi des sites de reproduction pour les diptères pollinisateurs du cacaoyer (Young, 1994). Ces mécanismes connus depuis longtemps par les écologues dans les milieux naturels ont récemment inspiré la communauté scientifique des agronomes et sont à l'origine du concept d'intensification écologique (Cirad, 2010).

Une grande diversité de fourmis, sauterelles et d'autres insectes peut être observée sur les cacaoyers et dans la litière. Le lien entre cette diversité et la qualité du sol a été étudié au Costa Rica par Rousseau *et al.* (in Deheuvels *et al.*, 2010a). Cette diversité a en particulier été décrite par Leston (1970) et dans les travaux de Young (1983a, b, c et d ; 1984 a et b ; 1986a, b, c et d) et de Young *et al.* (1987). Ce dernier auteur s'est en particulier consacré à l'étude des mécanismes impliquant les diptères Ceratopogonidae dans la pollinisation et la productivité des cacaoyers.

Il existe de nombreuses publications concernant les indicateurs agri-environnementaux pour l'évaluation des systèmes de culture et de leur biodiversité (Bockstaller *et al.*, 2008 ; Clergue *et al.*, 2005). La production scientifique concernant le rôle des systèmes agroforestiers à base de cacaoyers pour la conservation de la biodiversité est conséquente (Alves, 1990 ; Andrews, 1979 ; Arevalo *et al.*, 2011 ; Ameeruddy and Sansonnens, 1994; Clough *et al.*, 2011 ; Reitsma *et al.*, 2001 ; Rice and Greenberg, 2000; Somarriba, 2005 ; Somarriba and Harvey, 2003 ; Sonwa *et al.*, 2000; Thiollay, 1995). Mais ces derniers travaux portant spécifiquement sur les systèmes agroforestiers à base de cacaoyers manquent à la fois :

- d'appréhender le potentiel de conservation de systèmes agroforestiers à base de cacaoyers en ne s'intéressant pas à la diversité d'habitats offerts, et en particulier à la diversité de structures de la végétation associée aux cacaoyers. Les publications concernant la contribution des SAF cacao à la conservation de la biodiversité présentent dans leur grande majorité une gamme de deux à quatre écosystèmes dans laquelle la forêt tropicale humide représente l'habitat naturel et la monoculture de Musacées représente l'habitat anthropisé à l'autre extrême. Le SAF cacao occupe une place intermédiaire que sa physionomie forestière (Torquebiau, 2007) rend évidente, et que les auteurs tentent de positionner au mieux en y réalisant des inventaires botaniques et/ou faunistiques. Cependant, la variabilité de structure des agroforêts et par conséquent de la qualité des habitats qu'elles sont susceptibles d'offrir, ne sont que très succinctement abordés. Nous n'avons pas connaissance de travaux portant sur les relations entre la biodiversité et la variabilité de structure de la végétation, et donc d'habitats, dans les agroforêts paysannes à base de cacaoyers (Deheuvels *et al.*, 2007b)

- de considérer la diversité bêta des espèces inventoriées (Crist *et al.*, 2003; Veech *et al.*, 2002). La diversité bêta (diversité- β) est une mesure de la biodiversité qui consiste à comparer la diversité des espèces entre écosystèmes ou le long de gradients environnementaux. Son étude implique de comparer le nombre de taxons qui sont uniques à chacun des écosystèmes étudiés, et correspond au taux de variation en composition d'espèce dans l'ensemble des habitats ou parmi des communautés (Sørensen, 1948 ; Whittaker, 1960). Elle donne une mesure quantitative de la diversité des communautés dans des environnements changeants. L'ensemble des études publiées se limite à la diversité alpha dans les SAF cacao, qu'il s'agisse d'oiseaux, d'insectes, de mammifères, de reptiles, d'amphibiens, d'épiphytes ou de végétaux terrestres. La diversité alpha (diversité- α) est une mesure de la biodiversité de tout ou partie d'un écosystème qui désigne le nombre d'espèces de faune et/ou de flore présentes dans un habitat uniforme de taille fixe (Fisher *et al.*, 1943 ; Whittaker, 1960, 1967, 1972; Huston, 1996). La comparaison d'un nombre d'espèces et des indices de diversité alpha ne permet pas une étude qualitative du potentiel de conservation des agroforêts à base de cacaoyers.

Il semble que l'un des défis majeurs de l'agroforesterie tropicale aujourd'hui consiste non seulement à adapter ou à transformer les concepts d'une Agronomie construite sur des systèmes simplifiés et tempérés (Malézieux *et al.*, 2008, 2009), mais aussi à considérer ces systèmes agroforestiers comme étant l'image de la cacao-culture actuelle. Le cacao, produit principal de ces écosystèmes cultivés, fait l'objet d'une demande internationale croissante (Dahlquist *et al.*, 2007 ; Rice et Greenberg, 2000). Cette culture est la principale source de revenus de 5 à 6 millions de petits producteurs à travers le monde (Franzen *et al.*, 2007) qui assurent 90% de la production dans des systèmes allant de l'agroforesterie de culture sous ombrage ligneux mono-spécifique aux agroforêts complexes.

1.4. Problématique

En Amérique centrale, la culture du cacaoyer remplit des fonctions économiques et écologiques importantes : elle constitue la principale source de revenus des communautés indiennes pauvres qui en dépendent et joue un rôle tampon (Somarriba et Harvey, 2003 ; PCC, 2007) entre des systèmes de culture plus intensifs et les zones forestières protégées. Ces forêts protégées, en reliant fonctionnellement entre eux différents habitats vitaux pour les populations animales, végétales et fongiques tropicales, forment des corridors biologiques qui permettent de connecter entre elles plusieurs sous-populations en facilitant la migration d'individus et la circulation de gènes (Beier and Noss, 1998). Les SAF cacao participent à cette trame écologique en fournissant des habitats à grand nombre d'espèces tropicales forestières.

L'Amérique centrale est à ce titre un excellent exemple où des systèmes agroforestiers à base de cacaoyers associés à une ou deux et jusqu'à plusieurs dizaines d'espèces ligneuses et non ligneuses se côtoient dans une matrice agricole comptant encore des fragments de forêts tropicales secondaires et primaires de tailles variables.

Ces systèmes agroforestiers sont tous situés dans le corridor biologique méso-américain, qui s'étend du sud-ouest du Mexique jusqu'en Colombie (Elvira Quesada *et al.*, 2008), et la structure des agro-forêts à base de cacaoyers est la plus susceptible d'offrir aux espèces forestières à valeur patrimoniale une variété et une qualité d'habitats suffisamment proche des forêts tropicales naturelles.

Au Costa Rica, les cacaoculteurs du canton de Talamanca représentent 66% des producteurs de cacao du pays et possèdent 47% de la surface de cacaoyères du pays, avec un rendement moyen en cacao marchand de 131 kg ha⁻¹ (Canacacao, 2008). Talamanca, qui comprend les territoires indiens Bribri et Cabécar, est la région la plus pauvre du pays (Dahlquist *et al.*, 2007). A l'instar de la majorité des producteurs de cacao à travers le monde (Franzen and Mulder, 2007), les agriculteurs indiens Bribris et Cabécares cultivent traditionnellement le cacao dans des systèmes agroforestiers. Dans cette région, les systèmes agroforestiers à base de cacaoyers sont une source d'aliments de base tels que la banane et le plantain (*Musa* AAA et AAB), ou les fruits et le cœur du palmier pêche (*Bactris gasipaes*) (Fig.1). Ils fournissent également des produits médicinaux, des fruits pour l'alimentation animale, des matériaux pour la construction des habitations (Fig.1), des ustensiles de travail au champ ou domestiques et d'embarcations pour traverser les fleuves (Borge and Castillo, 1997 ; Trujillo, 2004). Enfin, mis à part le cacao, d'autres produits de ces systèmes sont aussi destinés à la vente et en particulier du bois d'œuvre et certains fruits.

Ces agroforêts représentent, dans des zones fortement déboisées, les écosystèmes structurellement les plus proches des forêts. Dans les paysages forestiers fragmentés, leur rôle tampon entre fragments forestiers et zones de cultures monospécifiques a déjà été démontré (Harvey *et al.*, 2008, 2005 ; Rice and Greenberg, 2000 ; Schroth, 2004). Une des principales caractéristiques des systèmes agroforestiers cacao indigènes de Talamanca est la présence d'une grande diversité d'espèces, à l'origine d'une structure végétale verticale faite de plantes de différentes tailles qui tendent à recréer ou à mimer les strates de la forêt tropicale humide (Borge and Castillo, 1997 ; Malézieux, 2011 ; Torquebiau, 2007).

Cette région nous a donc paru adaptée pour contribuer aux quatre domaines suivants, encore peu ou pas explorés, et mis en évidence par notre révision de littérature :

L'agroforêt est monolithique dans la littérature mais se montre diverse dans la nature. Qu'il s'agisse d'en estimer la diversité-Alpha ou d'en évaluer le rendement à l'hectare en cacao marchand, nous n'avons pu trouver d'analyse détaillant la diversité de structure d'agroforêts existantes. Nous proposons de contribuer à ce manque par un dispositif nous permettant de mettre en évidence un gradient de complexité dans la structure végétale des agroforêts à base de cacaoyers de Talamanca. Cette complexité de structure étant celle d'un écosystème cultivé, nous postulons qu'elle est le reflet d'actes techniques, de décisions et d'une stratégie mis en place par le producteur.



Clichés 1 à 6. Hétérogénéité de structure verticale et horizontale de la végétation peuplant différents systèmes agroforestiers à base de cacaoyers dans la région de Talamanca, Costa Rica. Ces illustrations offrent un aperçu de la complexité et de la variabilité de structure inter-cacaoyères mais aussi de la variabilité de son hétérogénéité intra-parcellaire.



Cliché 7. Cacaoyer taillé et cabosses immatures formées sur le tronc et les branches



Cliché 8. Cabosse de cacaoyer et fèves entourées de leur mucilage



Cliché 9. Fèves de cacao en cours de séchage



Cliché 10. Chargement de plantain en sortie de cacaoyère



Cliché 11. Palmier pêche (*Bactris gasipaes*) dans une cacaoyère.



Cliché 12. Habitat traditionnel Bribri

Figure 1. Clichés illustrant la variabilité inter- et intra-parcellaire de la structure de la végétation (clichés 1 à 6) dans les systèmes agroforestiers à base de cacaoyers de Talamanca, Costa Rica. Les clichés 7 à 9 illustrent les étapes précédant et suivant la récolte du cacao. Les clichés 10 à 12 donnent quelques exemples de leur polyvalence à travers 3 exemples de produits issus de ces agroforêts : la banane plantain (*Musa AAB*), les fruits et le cœur du Palmier pêche (*Bactris gasipaes*) et enfin les habitations traditionnelles construites à partir de matériaux collectés dans les agroforêts cacao (Palmes des toits, lianes pour les liens, bois pour charpente, sols, murs et piliers). Clichés : O. Deheuvels ; A. Dubois et A. Grandjean – 2008-2010).

Il nous a donc paru nécessaire de prendre en compte les modes de gestions de cette gamme d'agroforêts à base de cacaoyers constituée sur des critères de structure de la végétation. Nous testerons l'hypothèse qu'il existe une diversité de richesse botanique et de structure de la végétation des agroforêts de Talamanca assez forte pour être discriminante.

Si la productivité des cacaoyers a fait l'objet de nombreuses publications dans des systèmes allant de la monoculture à des systèmes agroforestiers simples réunissant une (Mialet-Serra *et al.*, 2001) à quatre espèces associées (Bhat, 2001) en milieu contrôlé, elle est par ailleurs très mal documentée dans les système agroforestiers complexes qui associent aux cacaoyers plusieurs dizaines d'espèces végétales. Notre contribution consiste à évaluer la productivité des cacaoyers dans une gamme d'agroforêts et à tester l'hypothèse d'une relation négative entre le niveau de productivité de la culture principale et le niveau de complexité de la structure végétale de ces systèmes.

Plusieurs auteurs montrent que la diversification de la canopée dans les cultures de cacaoyers entraîne une diversité biologique supérieure à toutes les autres cultures tropicales (Harvey *et G. Villalobos*, 2007). La valeur écologique des systèmes agroforestiers à base de cacaoyers pour héberger et conserver un grand nombre d'espèces a fait l'objet de plusieurs publications récentes (Beer *et al.*, 2003 ; Clough *et al.*, 2011 ; Schroth *et al.*, 2004 ; Somarriba, 2004; Somarriba *et al.*, 2004). Nous n'avons connaissance d'aucune étude comparant ces systèmes pour leur composition en espèces animales et végétales sauvages ou spontanées. Nous n'avons pas non plus trouvé de travaux portant sur les relations entre la diversité de structure de la végétation de ces agroforêts à base de cacaoyers et le nombre d'espèces (diversité-Alpha) ou la composition en espèces sauvages ou spontanées (diversité-Bêta) qu'elles hébergent. Nous proposons de contribuer à cette question en testant l'hypothèse qu'il existe une relation positive entre la complexité de la structure végétale des agroforêts à base de cacaoyers et les diversités-Alpha et -Bêta qu'elles hébergent.

Enfin, un très faible nombre d'études multidisciplinaires quantifie les effets compensatoires ou compromis (trade-offs) entre services écosystémiques impliquant la productivité sous différents itinéraires techniques (Steffan-Dewenter *et al.*, 2007 ; Soto-Pinto *et al.*, 2000). Au regard des externalités positives générées par l'agroforesterie du cacaoyer, il existe un manque certain de travaux permettant de comprendre, de promouvoir et de développer la cacaoculture sous ombrage complexe (Malézieux *et al.*, 2007 ; Gockowski *et al.*, 2004). En particulier, de rares travaux (Clough *et al.*, 2011 ; Deheuvels *et al.*, 2010b, 2010c) commencent à s'intéresser aux compromis que peuvent offrir ces systèmes en matière de services écologiques (Steffan-Dewenter *et al.*, 2007 ; Gockowski *et al.*, 2004) et notamment aux compromis entre leur productivité et ces services dans différentes structures et sous différents niveaux d'ombrage et de gestion (Figures 13 et 14).

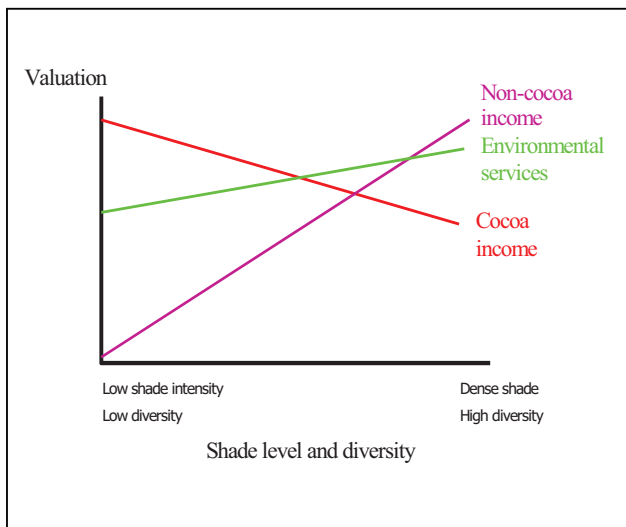


Figure 13. D'après Gockowski *et al.* (2004) : compromis hypothétiques entre services environnementaux, revenus issus du cacao et des plantes associées et niveau d'ombrage dans les SAF cacao.

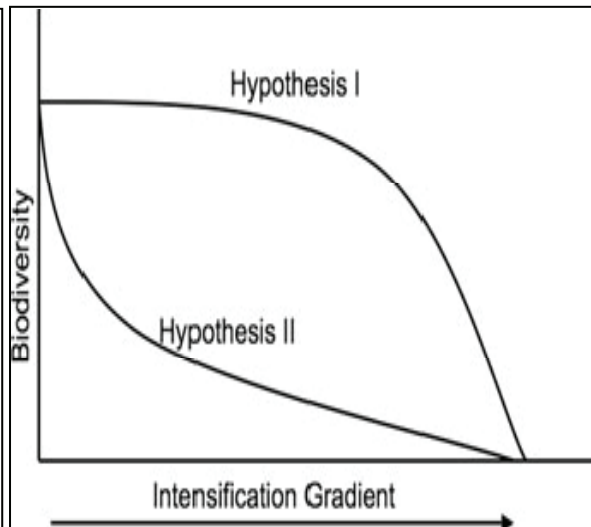


Figure 14. Deux hypothèses d'évolution de la Biodiversité dans les agro-écosystèmes placés sur un gradient d'intensité de gestion.
Source : Perfecto and Vandermeer. (2008).

D'autres travaux ont été réalisés dans des systèmes agroforestiers à base de caféiers du Mexique et du Costa Rica (Perfecto and Vandermeer, 2008) et ont montré que sur un gradient d'intensité de gestion de l'ombrage allant des caféières en plein soleil à la forêt tropicale humide, la richesse spécifique (Diversité-Alpha) de Formicidae montre une tendance à l'augmentation (Fig. 16).

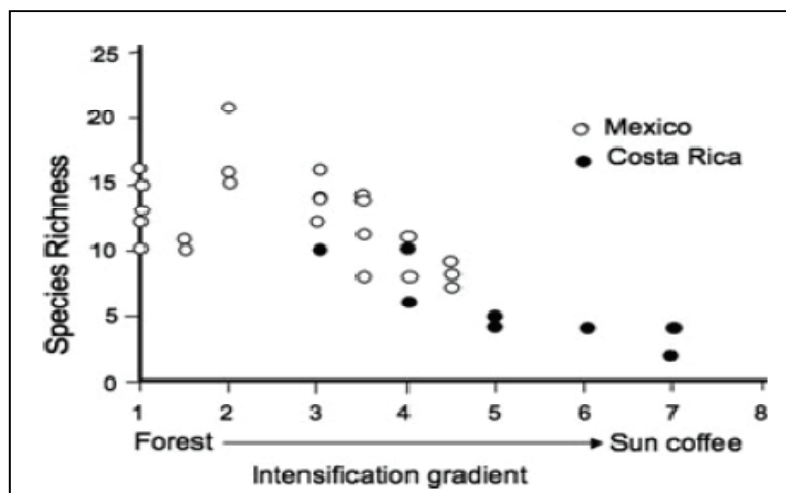


Figure 16. Relation entre le nombre d'espèces (S) de fourmis et l'intensité de gestion d'écosystèmes allant de la forêt aux caféières en plein soleil, dans le cas du Mexique et du Costa Rica.
Source : Perfecto and Vandermeer. (2008).

Les travaux de Clough *et al.* (2011) s'intéressent en particulier au compromis entre la productivité de la strate des cacaoyers et la diversité Alpha de 9 taxons rencontrés dans les cacaoyères de Sulawesi (Figure 15).

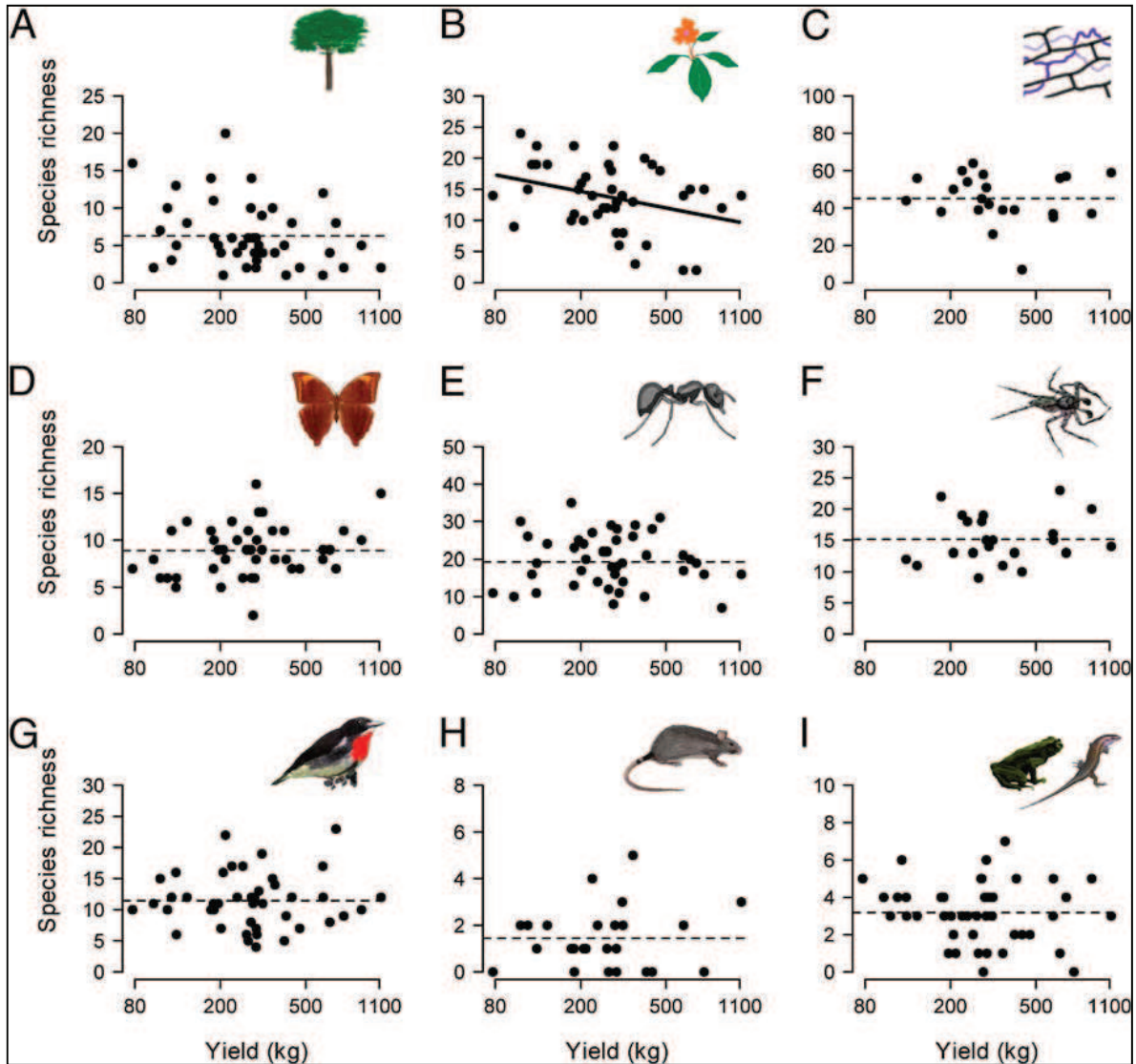
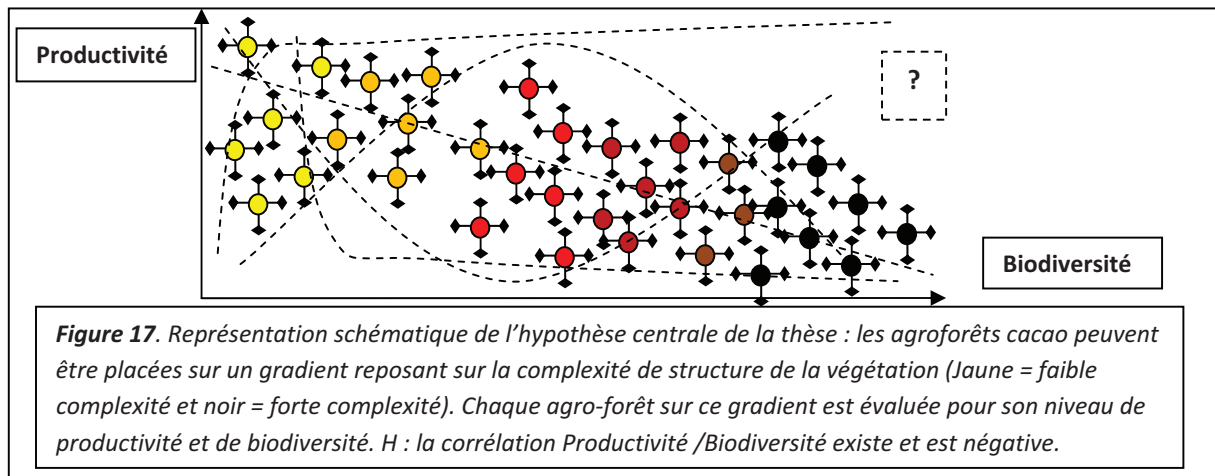


Figure 15. D'après Clough *et al.* (2011), la richesse spécifique des arbres non cultivés (A), des champignons endophytes (C), des Lepidoptères (D), de Formicidae (E), des Arachnides (F), des oiseaux (G), des Ratides (H) et de l'herpétofaune (I) n'est pas affectée par la variation des rendements en cacao (Kg/ha) dans les agroforêts à base de cacaoyers d'Indonésie. Seules les herbacées (B) montrent une nette tendance à la perte de richesse lorsque le rendement s'accroît.

Dans cette étude, la structure végétale des cacaoyères est considérée comme homogène et la diversité-Bêta n'est pas prise en compte pour tester l'impact de variations d'intensité de gestion.

Nous proposons de tester l'hypothèse d'une relation négative entre la productivité de la culture principale (cacaoyer) et la biodiversité présente dans l'écosystème cultivé. Nous testerons cette hypothèse sur l'ensemble du gradient de complexité de structure constituée et sur un jeu de taxons représentant une gamme contrastée d'exigences en matière d'habitat, de cycle de vie et de sensibilité aux interventions humaines.

La figure 17 résume les quatre questions de recherche qui fondent nos travaux : i) quelle diversité de structure végétale des agroforêts ? ii) Quelle relation entre structure et productivité de la culture principale ? iii) Quelle relation entre structure et diversités-Alpha et Bêta ? et iv) Quelles relations de compromis entre la productivité en cacao et le niveau de biodiversité d'une gamme de taxons à valeur patrimoniale ?



CHAPITRE II. Matériels et Méthodes

Le Costa Rica est le pays qui présente à la fois une production de cacao en plein essor et la plus forte densité d'espèces animales et végétales au monde (InBio, 2011). Ce pays, qui fait figure de pionnier dans le domaine de la conservation des ressources naturelles en Amérique centrale, héberge près de 5% des 14 millions d'espèces vivantes estimées sur la planète. La région de Talamanca (Figure 3) contient plusieurs réserves indigènes limitrophes du Parc International La Amistad¹ et se situe à la frontière panaméenne au Sud-Est du pays.

Elle combine le fait d'être la plus importante zone de production de cacao du pays et l'une de ses zones d'endémisme majeur regroupant, avec la Cordillère centrale, 80% des espèces vivantes endémiques du pays, 60% des espèces animales et le plus grand nombre d'espèces de mammifères en voie de disparition (Elizondo *et al.* 1989).

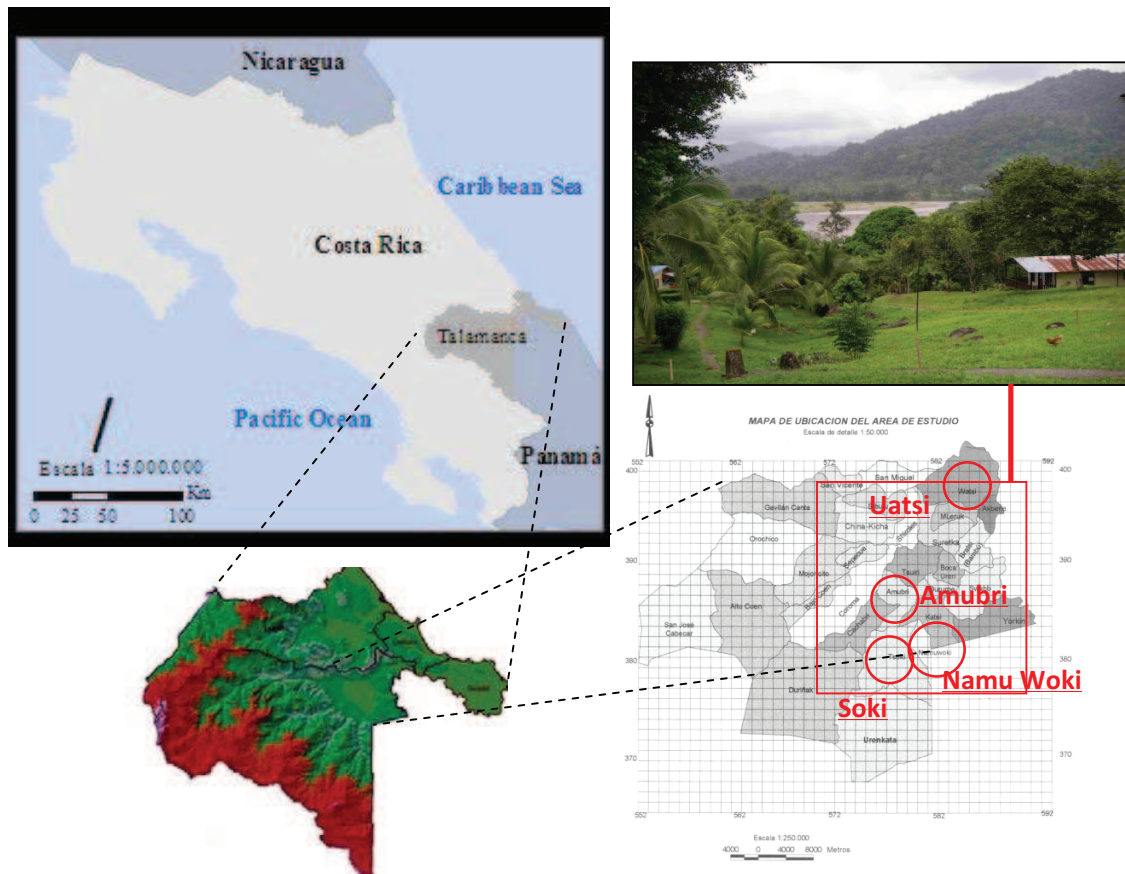


Figure 3. Localisation des 4 communautés hébergeant les parcelles du dispositif expérimental et contexte topographique de la région de Talamanca (: zone étudiée : communautés hébergeant des parcelles).
Source : Tenorio (1998).

¹ Parc International « La Amistad », hotspot de la Biodiversité mondiale, inscrit au patrimoine mondial de l'UNESCO et situé à cheval sur le Sud du Costa Rica et le Nord du Panama.

Notre objet d'étude sera la parcelle cultivée. Nous définissons la parcelle comme une unité élémentaire de gestion agricole de surface donnée (Da Lage and Métaillé, 2005). Dans notre cas, il s'agit d'une parcelle cultivée dont la surface a été semée ou plantée de cacaoyers d'un seul tenant et non par étapes comme cela est souvent le cas en Afrique de l'Ouest par exemple.

Cette parcelle est conduite par un seul et même propriétaire. Nous nous situerons aux échelles parcellaire et intra-parcellaire, les plus généralement utilisées dans les approches des systèmes de culture (Nesme *et al.*, 2010)

Le concept de composition du peuplement végétal, défini comme l'ensemble des espèces présentes dans l'écosystème cultivé et leurs populations ou abondances relatives, permet de différencier les cultures mono-spécifiques ou monovariétales, composées d'une seule espèce ou variété végétale et de sa population, des cultures plurispécifiques, constituées d'au moins deux espèces végétales cultivées et pouvant en réunir une grande diversité allant jusqu'à plusieurs dizaines d'espèces. C'est à cette dernière catégorie des cultures plurispécifiques que nous nous intéresserons ici.

L'organisation des individus d'un peuplement plurispécifique dans l'espace possède deux dimensions : la structure verticale, ou répartition en hauteur des individus, et la structure horizontale, ou position des individus sur la surface de la parcelle (Goreaud, 2000).

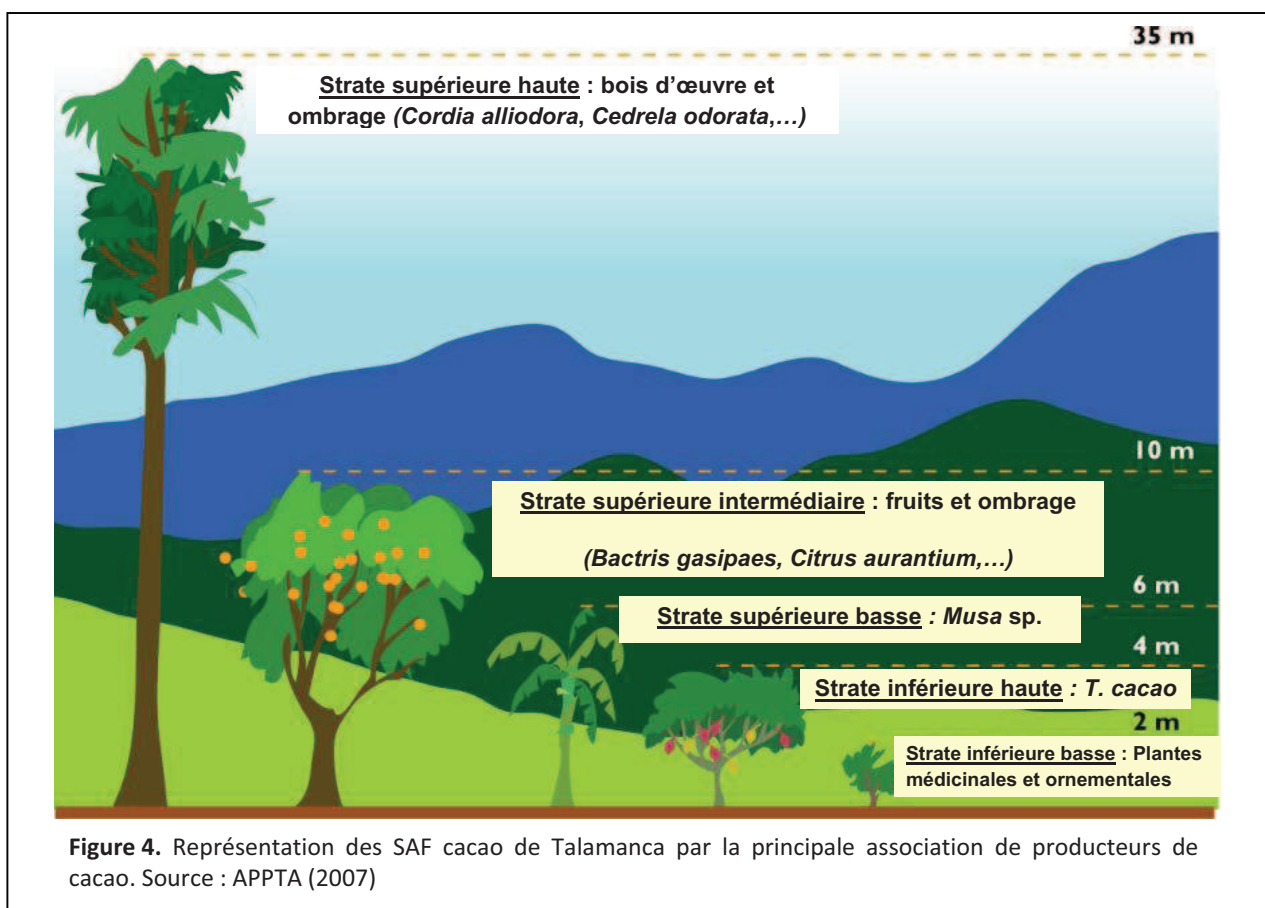
Le peuplement végétal est dit pluristratifié s'il est composé d'individus de hauteurs différentes. La stratification du peuplement végétal dans un système de culture implique différents niveaux d'interception de la lumière en particulier, mais aussi de l'eau de pluie et du vent, et crée ainsi un ou plusieurs microclimats propres à la parcelle (Martens *et al.*, 2000).

En termes de structure horizontale, la zone sous le couvert de la canopée et la zone entre les couverts ne bénéficieront pas du même microclimat. La présence d'une strate supérieure influence les rendements des populations végétales des strates inférieures et sa hauteur influence le pourcentage d'interception de la lumière (Somarriba, 2002) et de l'eau de pluie (Dietz, 2006). Au sein des systèmes de culture plurispécifiques, les systèmes les plus clairement stratifiés sont les systèmes agroforestiers.

Dans la région de Talamanca, la principale association de producteurs de cacao définit les systèmes agroforestiers à base de cacaoyers de ses 850 membres par une structure verticale unique et schématisée comme le montre la figure 4. La réalité est largement plus diverse (Figure 1, clichés 1 à 6) mais comporte souvent au moins trois des cinq strates représentées par les produits qu'elles fournissent et les usages qui en sont faits.

Nous postulons ici que la structure de ces systèmes agroforestiers est donnée par la végétation terrestre qui compose la parcelle cultivée. Il s'agit de la manière dont sont disposés dans un espace à deux dimensions, verticale et horizontale, les différentes plantes qui forment l'écosystème cultivé. Nous postulons également que le niveau d'organisation de cette structure dépend de trois facteurs :

- les facteurs du milieu correspondant à la région géographique dans laquelle se situe le système agroforestier ; cette région offre au producteur une topographie, un climat et un pool d'espèces végétales endémiques ou introduites dans lequel il pourra puiser pour alimenter son écosystème cultivé ;
- la qualité du sol sur lequel le champ est cultivé et qui garantira un certain niveau de croissance et de compétition entre plantes ;
- la stratégie du producteur et son mode de gestion des peuplements végétaux planifiés et associés sur sa parcelle.



II.1. La région de Talamanca

L'isthme interaméricain est une région remarquable pour sa biodiversité. La réserve indienne Bribri de Talamanca au Costa Rica (9°00'–9°50' N, 82°35'–83°05' W) se situe à l'interface de plusieurs aires protégées du Corridor Biologique Mésoaméricain.

Elle se trouve également en bordure du Parc International et Réserve de Biosphère La Amistad (Somarriba *et al.*, 2003 ; Dubois, 2007), ce qui en fait une région de premier plan pour la conservation de la biodiversité.

La réserve couvre environ 44 000 ha et se situe dans une zone écologique de forêts tropicales humides de piémont (Holdridge *et al.*, 1975). Le canton de Talamanca abrite 65% de la population indienne costaricienne et 9 des 12 grands écosystèmes du Costa Rica (Holdridge, 1967; Villalobos and Borge, 1995 ; Trujillo, 2004). La forêt tropicale humide en constitue la végétation prédominante.

A Talamanca, la zone de production de cacao, s'étend dans les territoires indigènes sur environ 150 km². Le contexte paysager est une plaine alluviale située entre 50 m et 100 m d'altitude, inondée annuellement et parcourue par le fleuve Telire et 6 principales rivières et une multitude d'affluents secondaires qui décrivent un réseau hydrographique dense. L'absence de ponts rend obligatoires les transports et déplacements en pirogue et à pied, dont la traversée de ces cours d'eau. C'est ainsi que sont acheminés en dehors de la zone les productions agricoles destinées à la vente, dont le cacao.

Cette plaine alluviale, partie basse du bassin versant du fleuve Telire, est enclavée dans les premiers contreforts de la cordillère volcanique de Talamanca. Cette plaine inondable est une mosaïque dominée par des systèmes agroforestiers à base de bananiers et de petites monocultures de plantain, parsemées d'agroforêts cacao et de pâturages (Suatunce, 2003).

La zone de piémont, comprise entre 100 et 400 m d'altitude présente un paysage de fragments de forêt primaires et secondaire couvrant moins de 25% de cette région (Somarriba *et al.*, 2003). Ces fragments alternent avec une prédominance d'agroforêts cacao, des champs de riz et de haricots en rotation et des jachères de 5 à 15 ans d'âge dont certaines montrent un couvert arbustif dense. La matrice de fragments de forêt primaire ou secondaire devient de plus en plus dense pour se fermer, au-delà de 600 m d'altitude, en un paysage uniquement forestier.

Les caractéristiques biogéochimiques des sols dans la réserve Cabécar² voisine en font des Hapludults typiques sur les hauts de collines et jusqu'à mi-pente, puis ce sont des Dystrudepts typiques et des Dystric Eutrudepts qui occupent le piémont. Enfin, des Udifluvents et des Fluventic Eutrudepts caractérisent le secteur de plaine inondable (Winowiecky, 2008; Xavier-Rousseau *et al.*, unpublished data).

La température moyenne journalière est de 25,9°C et les températures moyennes annuelles mini et maxi sont de 22°C et 27°C (Trujillo, 2004).

Les précipitations moyennes annuelles sont de l'ordre de 3 000 mm (IMN, 2010) avec une distribution relativement homogène liée à la forte influence caribéenne. On note néanmoins deux périodes de moindre pluviométrie en mars-avril ainsi qu'en septembre-octobre (Herrera, 1985).

Ces deux périodes de moindre pluviométrie (Fig. 4) sont chacune immédiatement suivies d'un pic de précipitations qui stimule la floraison (Braudeau, 1969 ; Mossu, 1992 ; Wood and Lass, 1984) et qui correspond également aux deux périodes de pic de production pour les cacaoyères de la région (Fig. 7).

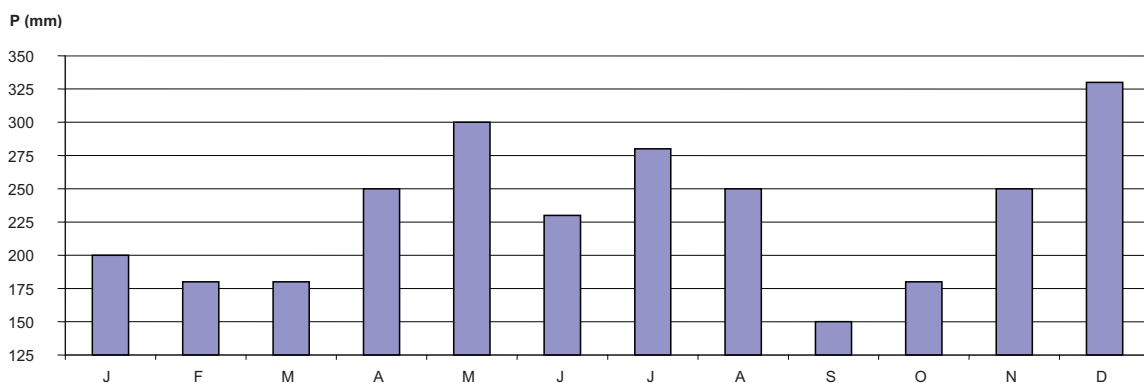


Figure 4. Distribution mensuelle des pluies à Talamanca (Costa Rica) – Moyenne annuelle :2920 mm.
Source : IMN, Série 1980 – 2005.

La réserve de Talamanca est fortement imprégnée de culture indienne et le mode de culture du cacaoyer en agroforesterie est l'un des éléments de cette culture. Les communautés les plus retirées des axes de communication –principalement en forêt– ne parlent parfois que leur langue indienne.

² Classification des sols selon la taxonomie mise au point par Soil Survey Staff (2006) et la base de référence mondiale pour les ressources pédologiques (IUSS Working Group WRB, 2006).

L'histoire de Talamanca, troublée par l'incursion des compagnies bananières durant le XXème siècle, a marqué l'usage des terres de cette vallée et les plaines alluviales sont encore aujourd'hui dédiées essentiellement à la culture monovariétale du bananier et du plantain.

L'agroforesterie est très présente à Talamanca, c'est le mode de culture traditionnel du cacaoyer et il y est encouragé par de nombreux projets. Le cacaoyer est une plante culturellement et économiquement importante à Talamanca. Elle est généralement associée à de nombreuses espèces de Palmacées, Musacées, Arbres fruitiers et à bois d'œuvre en particulier (Figure 1) en système agroforestier. Les monocultures de Musacées, et en particulier de plantain, sont cependant la principale source de revenus de la région.

Le paysage de Talamanca est donc fragmenté entre ces monocultures, des systèmes agroforestiers et des fragments forestiers. Cette région a été choisie pour la gamme de complexité de structure végétale qu'elle présente et qui va de canopées complexes à fortes densités d'espèces à des canopées peu diverses et à faible densités (Somarriba and Harvey, 2003).

Plusieurs études de diversité portant sur un à trois taxons animaux à valeur patrimoniale ont été menées dans les agro-forêts cacao de Talamanca (Harvey and Villalobos, 2007 ; Dahlquist *et al.*, 2007 ; Schroth and Harvey, 2007).

II.2. Zone d'étude et méthodologie employée

Notre recherche comprend une composante d'enquêtes auprès des producteurs dans l'objectif de réunir des informations sur les déterminants de la productivité et de la biodiversité du système, notamment les pratiques paysannes et la gestion des strates fournissant l'ombrage aux cacaoyers. Nos travaux comprennent également une composante de relevés de terrain qui nous permettra de caractériser le milieu biophysique et la structure d'un échantillon de SAF cacao, d'en décrire la diversité végétale et animale, et enfin d'en mesurer le niveau de productivité.

II.2.1. La composante enquêtes

Dans la composante d'enquêtes auprès des producteurs, nous avons travaillé en deux phases :

Une première phase de reconnaissance à partir d'enquêtes prospectives menées dans le cadre du projet cacao Amérique Centrale (PCC) et portant sur 250 cacaoyères, réparties sur l'ensemble du canton de Talamanca.

Chacune de ces cacaoyères appartient à un agriculteur différent sélectionné au hasard à partir des listes de membres des deux principales coopératives de producteurs de cacao de la zone : APPTA³ (898 cacaoculteurs) et ACOMUITA (70 cacaocultrices).

Cet échantillon de 250 cacaoyères devait nous permettre d'améliorer notre compréhension des déterminants de la productivité et de la biodiversité dans la région. Les enquêtes réalisées nous ont renseignés sur les surfaces des cacaoyères de la région, leur localisation dans le paysage, les itinéraires techniques appliqués ainsi que leur composition botanique évaluée sommairement par les 4 végétaux terrestres les plus abondants et de taille supérieure à 2,50 m. A partir de ce premier échantillon de grande taille, un échantillon de 36 cacaoyères a été défini sur un gradient de situations de production, au sens de De Wit (1982) et un protocole d'échantillonnage approfondi a été établi pour mener à bien nos travaux.

Une seconde phase d'enquêtes a été planifiée dans l'objectif de préciser les conditions de création des cacaoyères et les pratiques agricoles à l'échelle de la parcelle dans l'échantillon de 36 cacaoyères retenu pour la collecte des données de terrain et situé dans la partie du canton de Talamanca correspondant à la réserve indienne Bribri.

Les enquêtes ont été réalisées avec le producteur et, s'il n'était pas celui qui effectue les travaux sur l'agro-forêt étudiée, avec l'ouvrier agricole concerné. L'entretien a été mené en partie chez l'agriculteur et en partie sur la parcelle (**Annexes 3 et 4**).

Les données de productivité des espèces associées au cacaoyer ont été obtenues sur déclaration de l'agriculteur et portent sur les deux années précédant la mise en place de notre réseau expérimental. Elles comportent aussi des informations sur les usages faits par les familles des différents produits extraits de la parcelle cultivée (**Annexe 4**).

Les itinéraires techniques ont été décrits sur l'année de référence 2007. Il s'agissait de connaître la nature des actes réalisés sur la parcelle cette année là : fauche, taille de formation, d'entretien, récolte sanitaire, récolte, application d'intrants (**Annexe 4**).

De mai 2008 à avril 2010, les agriculteurs propriétaires des cacaoyères formant le réseau expérimental ont enregistré (**Annexe 9**) en continu tout acte technique accompli sur la placette. Cette donnée nous a permis d'avoir une mesure de l'intensité de la conduite du système. Nous avons ainsi enregistré les périodes d'application de chaque technique, sa fréquence et le lieu de sa mise en œuvre.

³ Asociación de Pequeños Productores de Talamanca, fondée en 1987, compte 1067 membres dont 898 producteurs de cacao en 2007. Elle se consacre à la production sous certification Bio et à la vente du cacao, de la banane et d'autres fruits comme la coronille (<http://www.appta.org>).

En juin 2008, l'histoire des peuplements végétaux ayant précédé chaque agro-forêt du réseau expérimental a été décrite par son propriétaire : nature des précédents culturels successifs de la parcelle depuis la forêt primaire quand cela s'avérait possible. Cette information a permis d'apporter des éléments de compréhension sur la structure de la végétation observée sur la parcelle. La date de création de la cacaoyère, les mélanges variétaux installés, le mode de propagation employé pour les jeunes cacaoyers et enfin le dispositif de plantation ont été des éléments clef pour nous permettre de mieux comprendre la structure des compartiments haut et cacaoyer sur la parcelle (**Annexe 3**).

II.2.2. La composante relevés de terrain

Les relevés de terrain ont été effectués sur un échantillon de 36 cacaoyères retenu à partir de la phase d'enquêtes prospectives. Ce dispositif expérimental de 36 parcelles est localisé dans un secteur de 10 km x 10 km et concerne 4 communautés du territoire indien Bribri : Amubri, Soki, Uatsi, Namu Woki (Figure 1).

Il a été constitué de manière à maximiser les contrastes entre parcelles sur trois critères : l'altitude dans l'hypothèse que la pluviométrie et la température seraient affectées, le contexte paysager dans l'hypothèse qu'il aurait une influence sur la biodiversité présente dans les cacaoyères, et la composition botanique des 4 espèces de plantes terrestres associées aux cacaoyers les plus représentées dans une cacaoyère donnée, en tant que critère de structure associé à la gestion de la cacaoyère telle que décrite par Somarriba et Harvey (2003). Les 36 cacaoyères sélectionnées étaient toutes des parcelles paysannes conduites sous certification Bio (Entreprise *Ecológica*). Les agriculteurs ont été informés de la méthodologie et des méthodes de recherche employées sur leurs parcelles et ont donné leur accord. La méthodologie employée ne nécessitait pas que les propriétaires des parcelles changent leurs pratiques habituelles.

Sur cet échantillon de 36 agro-forêts cacao, nous avons collecté d'avril 2008 à février 2010 les données de milieu concernant les sols, la topographie, le climat et les écosystèmes voisins (**Annexe 3**). Dans la même période, nous y avons aussi collecté les données de structure de la végétation (**Annexes 5 et 6**), les données de rendements des cacaoyers (**Annexes 7 et 8**), et enfin les données d'inventaire et de capture de 7 taxons comprenant les épiphytes du cacaoyer et des végétaux terrestres associés, les invertébrés du sol et de la litière, les reptiles, les amphibiens et les mammifères (**Annexes 10, 11 et 12**).

Les données concernant le milieu biophysique de chacune des 36 cacaoyères du réseau expérimental ont été prises dans le but de nous donner des éléments de contexte pour mieux interpréter les résultats de niveaux de productivité et de biodiversité obtenus à l'échelle de la parcelle.

Enfin, dans le but de disposer d'éléments de comparaison entre agro-forêts cacao et habitats naturels, nous avons sélectionné dans la même zone 8 fragments forestiers qui devaient nous servir de témoin dans nos inventaires floristiques et faunistiques, ainsi que pour l'étude de la structure verticale de la végétation.

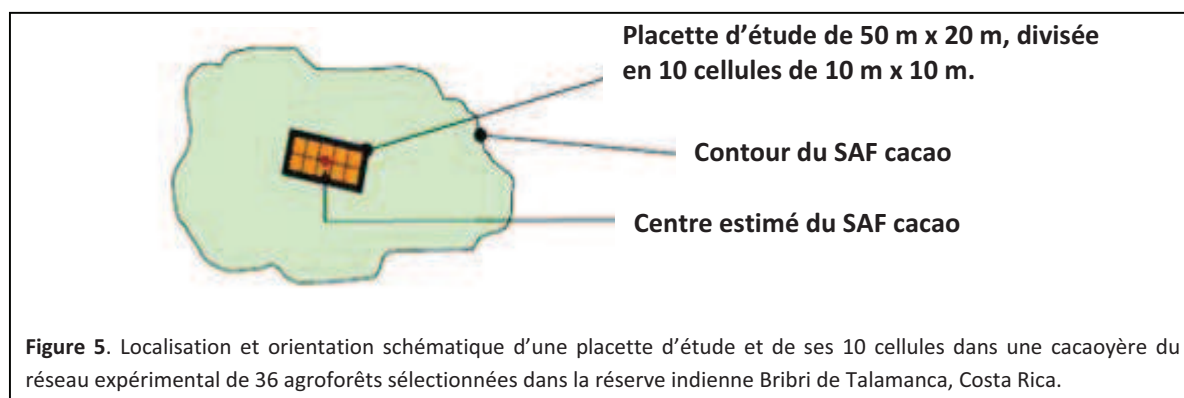
II.3. Echantillonnage

La surface et la forme de chaque cacaoyère sélectionnée est d'abord cartographiée à l'aide d'un GPS en mode « Track ». A partir de la forme de la parcelle visualisée à l'écran, un centre de parcelle est visuellement estimé, géo-référencé et marqué par un piquet en aluminium bien visible.

Une unité d'échantillonnage permanente, ou placette d'étude, est ensuite matérialisée sous forme d'un rectangle de 50 m x 20 m, d'après la méthode proposée au Costa Rica par Murrieta (2006) et reprise dans de nombreuses études forestières en Amérique Centrale.

La placette est centrée sur le point central géo référencé et orientée de manière à optimiser son éloignement des bords de la parcelle. Cette orientation varie donc d'une parcelle à l'autre et dépend directement de la taille et de la forme de la parcelle. Cette placette, portion d'un système aux dimensions plus vastes, sera considérée dans notre étude comme un SAF cacao à part entière.

Chaque placette, rectangle de 1000 m², est subdivisée en 10 carrés, ou cellules, de 10 m x 10 m (Figure 5) qui nous ont servi à organiser les différents échantillonnages de faune et de flore et ont également facilité le repérage lors de la prise des autres données.



II.3.1. Caractérisation du milieu biophysique

II.3.1.1. Le milieu environnant la parcelle ou contexte paysager

Chaque cacaoyère de notre réseau expérimental est située par l'altitude de son point central géo-référencé. Sa localisation dans le paysage de la zone d'étude est notée sur la base de quatre classes d'ensembles paysagers : plaine, zone de piémont basse, moyenne ou élevée. Sa position dans la topographie est notée sur la base de cinq classes de situations topographiques : plat, bas de pente, mi-pente, haut de pente et sommet. Ces éléments de classification paysagère et topographique sommaires ont été utilisés comme critères de choix des situations de production les plus contrastées possibles au moment de sélectionner les 36 cacaoyères du réseau (**Annexe 3**).

Sous l'hypothèse que les éléments du paysage au contact immédiat des agroforêts cacao étudiées peuvent jouer un rôle déterminant sur leurs peuplements animaux et végétaux, mais aussi sur leurs niveaux de productivité en favorisant/défavorisant les populations de bio-agresseurs, les usages du sol limitrophes à chaque cacaoyère du réseau expérimental ont été identifiés. Leur distance de contact avec la cacaoyère est mesurée au GPS et nous permet d'établir une typologie de nos 36 SAF cacao selon la nature et les proportions relatives des usages du sol limitrophes. Dans les cas de systèmes limitrophes de moins de 30 m « d'épaisseur », le système suivant est également considéré comme limitrophe et décrit. Nous allons jusqu'à un maximum de 3 systèmes limitrophes successifs.

Enfin, une série de photographies digitales aériennes du CENAT (Centro Nacional de Alta Tecnologia), prises en 2005 et d'une résolution de 1,5 m / pixel, ont été ortho-rectifiées et géo-référencées avec l'aide du laboratoire de Systèmes d'Information Géographique du CATIE. Ces images couvrent l'ensemble des territoires indigènes Bribri et Cabécar de Talamanca.

Elles nous ont permis de dresser des cartes d'usage des sols présentées sous forme de disques de 2 km de diamètre, centrés sur chacune des 36 cacaoyères du réseau expérimental.

Des vérifications de terrain systématiques nous ont permis de corriger les écarts entre image rectifiée et réalité. Dans chaque disque, un ensemble de variables descriptives du contexte paysager de la cacaoyère ont été mesurées à partir du programme ArcGIS (Extension FunConn) et Arcview (Extension FragStats). Il s'agit des usages du sol, de la surface occupée par usage du sol, du degré de fragmentation de chaque usage, du nombre de fragments par usage et de leur dispersion, de la distance du centre de la cacaoyère à différents éléments du paysage et en particulier au fragment forestier de taille significative le plus proche, d'indices de taille et de forme des fragments.

II.3.1.2. Le sol dans les parcelles

Les analyses des caractéristiques physiques et chimiques des sols des 36 cacaoyères du réseau expérimental et de 3 des 8 fragments forestiers témoins ont été réalisées à partir des sites de prélèvement des invertébrés du sol (**Chap. II. 2.3.3.1.**). Seuls 3 fragments forestiers témoins sur 8 ont été échantillonnés par manque de budget.

II.3.1.2.1. Description des caractéristiques physiques

L'horizon (0-10 cm) a été échantillonné au cylindre métallique de 5 cm de diamètre interne x 10 cm de haut, à proximité immédiate du lieu d'extraction de chacun des 5 monolithes de prélèvement des invertébrés du sol et de la litière.

L'horizon (10-20 cm) a été échantillonné au cylindre métallique de 5 x 10 cm sur le lieu d'extraction du monolithe de prélèvement des invertébrés.

Les cylindres de sol prélevés dans chaque horizon sont déposés chacun dans un sac plastique hermétique et homogénéisés manuellement avant une pesée en frais. Une aliquote de 40 g est prélevée sur chaque échantillon puis mise à sécher en étuve à 105°C pendant 48 h. Le poids sec de l'aliquote est pris en sortie d'étuve et nous permet de calculer l'humidité du sol au champ = $[(40 \text{ g} - \text{poids de l'aliquote sèche}) / 40 * 100]$.

Le reste de chaque échantillon est étalé et mis à sécher à l'air libre, dans un lieu sec, ombragé et ventilé, puis transmis au laboratoire pour les analyses chimiques.

La densité apparente se calcule ainsi : $D_{ap} = \text{Poids sec total de l'échantillon de sol} / \text{Volume des deux cylindres (196,35 cm}^3\text{)}$. Les valeurs obtenues nous permettent de calculer les pourcentages de porosité et de saturation en eau de chaque échantillon.

La méthode employée au laboratoire du CATIE pour caractériser la texture des sols est celle de l'hygromètre (Code STXT) où sont déterminés les proportions relatives d'argiles, limons, sables fins et grossiers (200g).

La profondeur de l'horizon humifère a été mesurée au champ, directement dans le trou laissé après extraction du monolithe de capture des invertébrés.

II.3.1.2.2. Description des caractéristiques chimiques

Les analyses chimiques des échantillons de sol ont été effectuées par le laboratoire des sols du Catie, à partir des échantillons ayant servi pour le calcul de la D_{ap} . Notre budget ne nous a pas permis de réaliser des analyses séparées pour les horizons (0-10 cm) et (10–20 cm).

Nous avons donc mélangé un aliquote représentant en volume 50% de chaque échantillon. Les résultats portent donc sur l'horizon (0-20 cm) de chaque parcelle du réseau. Nous avons utilisé la valeur moyenne de Dap obtenue sur les horizons (0-10 cm) et (10-20 cm) pour obtenir les valeurs à l'hectare des différents éléments détectés à l'analyse chimique, à savoir :

- Analyse complète (Code SQC): pH, acidité extractible, Ca, Mg, K, P, Cu, Mn, Zn, Fe.
- Carbone total et Azote total (Codes respectifs : SCT+SNT).

II.3.1.3. Le climat dans les communautés du réseau expérimental

Dans chaque communauté du réseau expérimental, nous avons installé de deux à quatre stations d'enregistrement des données climatiques. Chaque station était composée d'un pluviomètre gradué placé sur un poteau dans une zone dégagée et d'un thermomètre/hygromètre enregistrant les températures et taux d'humidité de l'aire mini/maxi en continu. Nous avons préalablement formés les agriculteurs intéressés et leurs familles aux méthodes de relevé de données pluviométriques, de température et d'hygrométrie.

Les registres étaient relevés trimestriellement et les familles en charge des relevés percevaient une indemnité de 30 dollars par an pour ce travail. Chacune des quatre communautés comptait deux stations d'enregistrement des données climatiques et les communautés de Soki et Namu Woki, qui comportent des zones basses et des zones à 400 m d'altitude, comptaient deux stations par zone.

Au total, ces données climatiques journalières ont été prises en continu sur 12 stations réparties dans les quatre communautés impliquées dans le réseau expérimental et pendant un an et demie, de juin 2008 à décembre 2010. (**Annexe 13**)

II.3.1.4. La topographie intra-parcellaire

La topographie intra-parcellaire de la placette d'étude de 1000 m² a été caractérisée par :

- le relief de la placette selon quatre modalités : plat, ondulé, concave ou convexe ;
- l'inclinaison de la ligne de plus grande pente et son orientation ont été mesurées au clinomètre et à la boussole (**Annexe 3**).

II.3.2. Structure de la végétation

La structure verticale a été caractérisée d'avril 2008 à février 2010. Chaque agroforêt cacao de l'échantillon a été divisée en 3 compartiments qui correspondent à la stratification commune à l'ensemble de l'échantillon des 36 cacaoyères (Figure 6) :

1. Le compartiment bas: du sol à 2,5 m de haut. Dans un carré de 1 m x 1 m placé au centre de chaque cellule de 10 m x 10 m, on estime la contribution des éléments inertes susceptibles d'offrir un habitat (Roche, Tronc, Racines nues, Litière, Eau, Terre nue) et de 5 grands groupes végétaux (1-Fougères, 2- Ligneux, 3-Graminées, 4-Autres herbacées et rampantes, 5-Bryophytes) à la couverture du sol. Les données sont exprimées en pourcentage de couverture du carré de 1 m² et chaque groupe est réparti en 3 classes de hauteur (<10 cm ; entre 10 et 40 cm ; > 40 cm). Ces mesures ont été réalisées 4 fois par an pendant 2 ans (**Annexe 6**).
2. Le compartiment moyen : il correspond à la frondaison des cacaoyers et se situe entre 2,5 m et 10 m de haut. Les cacaoyers sont comptés dans chaque cellule. Leur circonférence à 30 cm de hauteur est mesurée au mètre de couturière. Leur hauteur totale est mesurée visuellement à 5 m de distance du tronc et à partir d'une perche de référence de 2,5 m de haut. Ces mesures ont été effectuées entre avril et septembre 2008 (**Annexe 6**).
3. Le compartiment haut : il contient l'ensemble des plantes associées aux cacaoyers et de plus de 2,5 m de haut. Chaque individu y est recensé et identifié (**Annexes 10 et 11**). Nous avons également mesuré la hauteur totale de chaque individu : visuellement à partir d'une perche de référence de 2,5 m de haut pour les individus allant jusqu'à 10m et au clinomètre pour les individus plus hauts. La circonférence du tronc de chaque individu a été mesurée au décimètre souple à hauteur de poitrine (1,37 m). Cette mesure de la circonférence à 1,37 m ou 4,5 pieds est une mesure extrêmement courante en foresterie. Elle est faite sur le tronc, écorce incluse, et la hauteur est mesurée à partir du sol, litière incluse mais en excluant les débris végétaux ou autres éléments qui pourraient dépasser de la surface de la litière. Ces mesures ont été faites entre avril et septembre 2008 (**Annexe 6**).

Le pourcentage de couverture au sol du compartiment haut, du compartiment moyen et de l'ensemble des deux a été mesuré au densitomètre hémisphérique, selon la méthode décrite par Lemmon (1957).

Le pourcentage de couverture de l'ensemble compartiment cacaoyers + compartiment haut a été mesuré au centre de chacune des 10 cellules durant 2 ans, une fois en saison sèche et une fois en saison humide (**Annexe 5**).

Le pourcentage de couverture du compartiment haut a été mesuré durant 2 ans, une fois en saison sèche et une fois en saison humide, en 3 points de la cacaoyère choisis de manière à minimiser l'interférence du compartiment des cacaoyers (**Annexe 5**).

Le pourcentage de couverture du compartiment des cacaoyers a été obtenu par déduction des valeurs mesurées dans les deux autres étages.

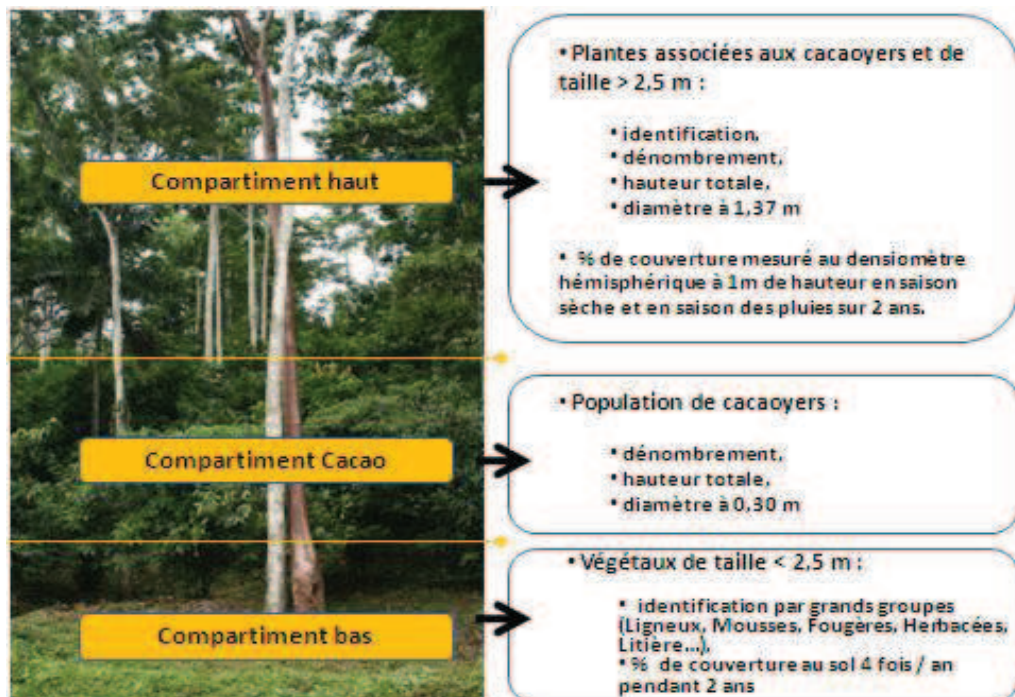


Figure 6. Méthode de caractérisation de la structure verticale de la végétation des 36 systèmes agroforestiers à base de cacaoyers de notre échantillon. (Cliché : Deheuvels, 2008).

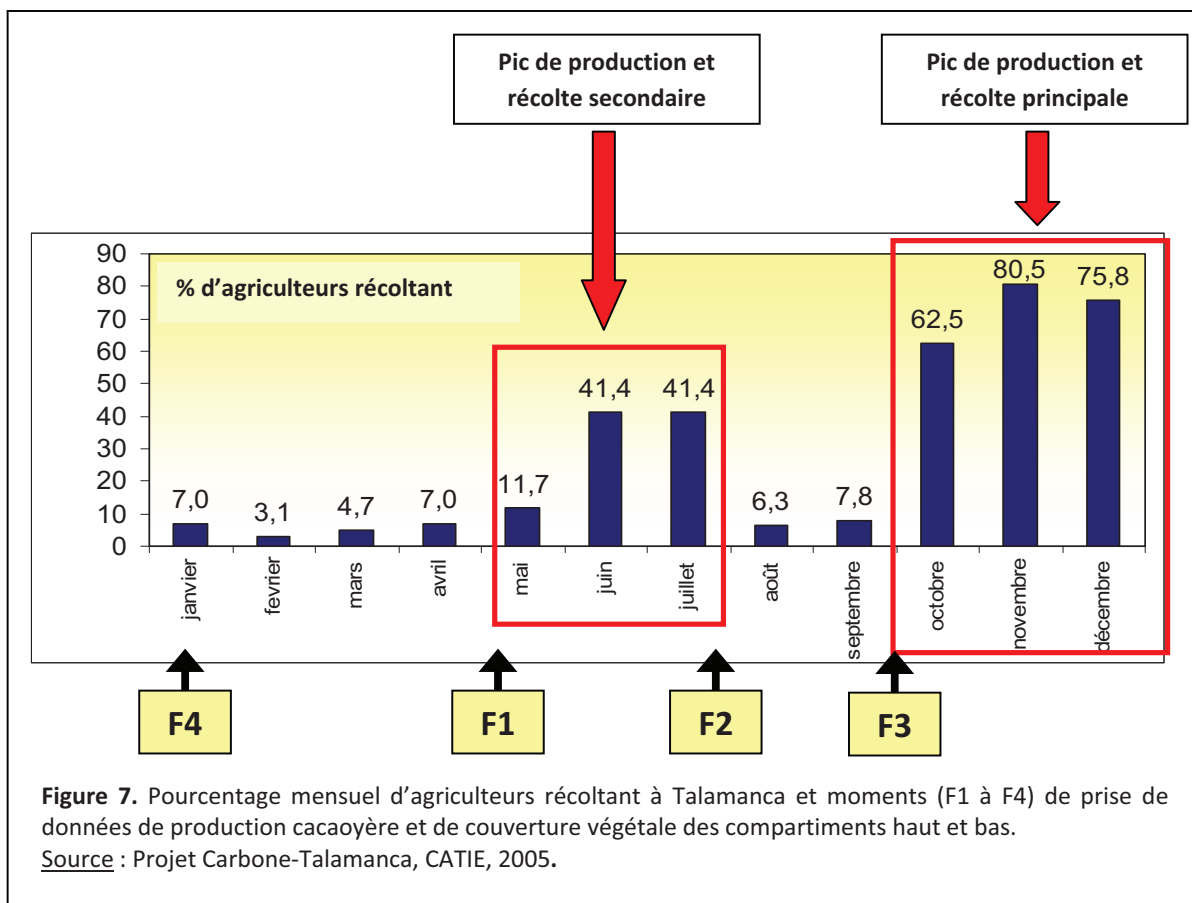
II.3.3. Productivité

II.3.3.1. Productivité des cacaoyers

La productivité des cacaoyers a été mesurée par comptage exhaustif des cabosses de tous les cacaoyers présents dans chacune des 10 cellules. Ce comptage a été effectué aux 4 périodes (F1 à F4) définies ci-dessous avant et entre les deux récoltes principales (Fig. 7) et pendant 2 années, d'avril 2008 à février 2010 (**Annexe 7**).

Les variables de productivité des cacaoyers sont :

- i) celles mesurées directement sur la placette d'étude par comptage des cabosses 4 fois par an et par pesée de la récolte en fèves fraîches une seule fois en saison des pluies et une seule fois en saison sèche. Ces comptages ont été fait en répartissant les cabosses selon deux classes de taille (<10 cm, correspondant grossièrement à des cabosses immatures de moins de 3 mois et ≥ 10 cm correspondant à des cabosses allant de 4 à 6 mois de maturité) et selon trois catégories : saines, malades ou attaquées par des ravageurs (**Annexe 7**) ;
- ii) celles notées par le producteur en continu, c'est-à-dire à chaque évènement de récolte sur la placette d'échantillonnage. Les cabosses saines (i.e. commercialisable) et les cabosses affectées par maladies (en particulier la Moniliose) ou ravageurs, sont comptées (**Annexe 8**).



Afin d'établir une relation entre un nombre de cabosses et une production marchande de fèves de cacao sèches, nous avons effectué deux récoltes de 30 cabosses en 2009 : l'une en fin de saison sèche et avant le petit pic de production (Avril) et l'autre en saison des pluies et avant la récolte principale (Octobre).

Les 30 cabosses récoltées proviennent du rectangle d'échantillonnage ou, à défaut, des cacaoyers les plus proches et toujours de la même parcelle. Le poids de cacao frais issu d'un lot de 30 cabosses récoltées est mesuré *in situ* au peson à ressort (**Annexe 7**). Nous avons ensuite appliqué un coefficient de 56 % de perte de poids due à la fermentation et au séchage pour parvenir au poids de cacao marchand (Braudeau, 1969).

II.3.3.2. Productivité du système

L'estimation du volume de végétaux terrestres présents sur le rectangle d'échantillonnage s'est faite en frais. Ce volume (B) a été estimé pour le compartiment des cacaoyers et celui des plantes terrestres associées de plus de 2,5 m de haut par la relation $(B) = \text{surface terrière} * \text{hauteur totale de la plante}$ (**Annexe 6**).

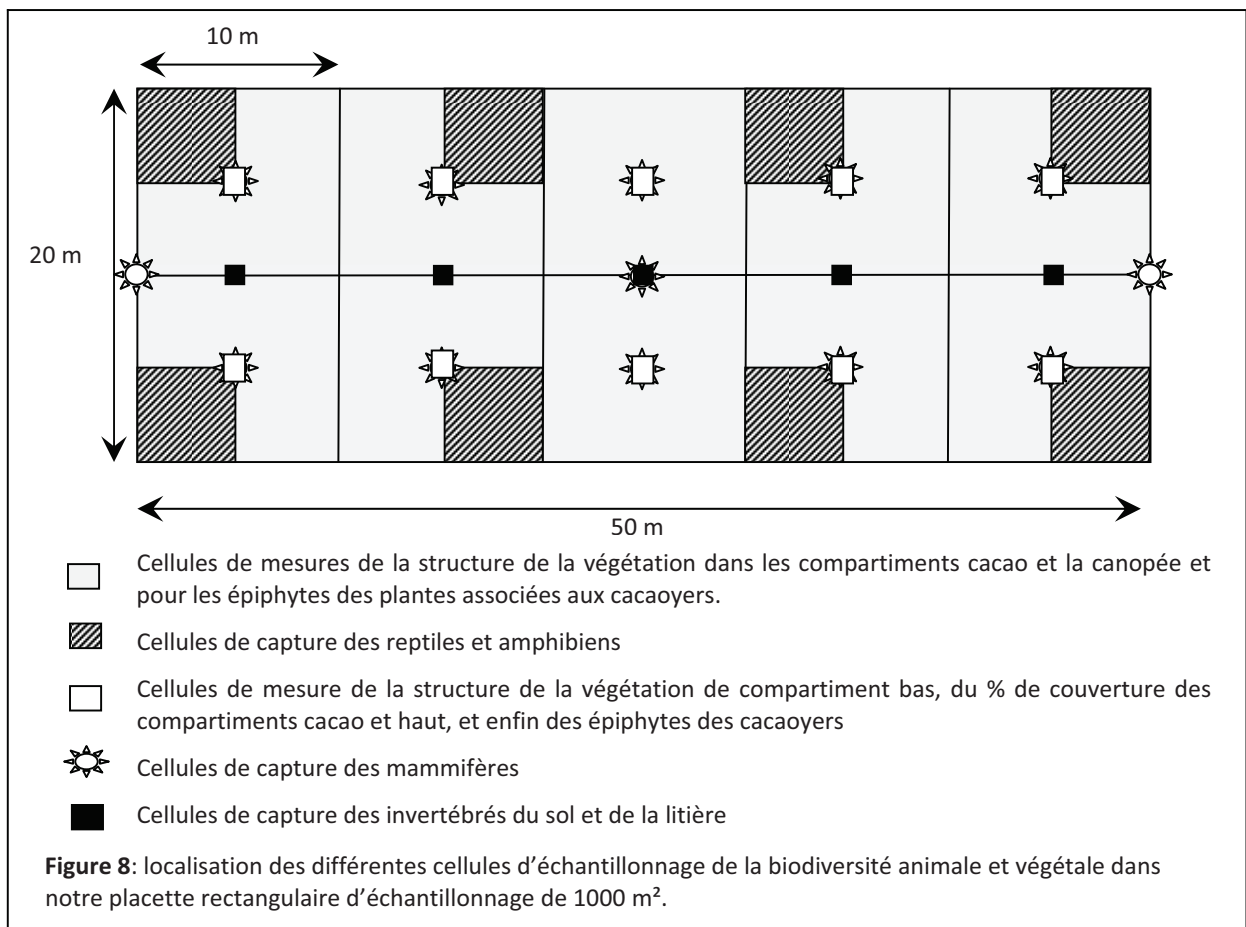
II.3.4. L'échantillonnage des espèces à valeur patrimoniale

La présence d'éléments inertes susceptibles de fournir des habitats à la faune sauvage échantillonnée sur la placette (cours ou plan d'eau, cavités, ...) est notée lors des études de structure de la végétation du compartiment bas (**Chap. II.3.2.**).

Nous vérifions par échantillonnage la présence ou l'absence de certains taxons, choisis soit pour leur lien avec la structure du système (épiphytes), soit pour leur sensibilité aux changements des conditions d'habitat à l'échelle intra-parcellaire (reptiles et amphibiens de la litière), soit enfin pour leur lien potentiel avec la structure de la végétation ((invertébrés de la litière et du sol) ou la production de cacao (petits mammifères). La subdivision en 10 cellules de chaque placette a été utilisée pour mener les inventaires et captures de flore et de faune sauvages respectivement selon les dispositifs illustrés par la Figure 8.

II.3.4.1. Les invertébrés du sol et de la litière

Les invertébrés du sol et de la litière de plus de 2 mm de long ont été capturés d'octobre à novembre 2008. Nous avons suivi la méthode TSBF (Anderson and Ingram, 1993) que nous avons adaptée en délimitant cinq surfaces de sol et de litière de dimensions 25 cm x 25 cm à intervalles de 10 m en suivant la longueur centrale (50 m) de chaque placette d'échantillonnage de 1000 m² (Fig. 8). Nous avons collecté et conservé la litière dans des sacs opaques maintenus à l'ombre et qui ont été triés postérieurement au laboratoire du Catie. Nous avons ensuite extrait 5 monolithes de sol de 25 cm x 25 cm par creusage à 10 cm de profondeur. Chaque monolithe de sol est trié minutieusement *in situ* pour en extraire manuellement les invertébrés de plus de 2 mm. Nous avons sollicité l'aide des communautés indiennes pour l'extraction et le tri des 180 monolithes de notre réseau expérimental qui ont été menés sous la supervision du Dr. G. X. Rousseau. Les Arthropodes ont ensuite été conservés dans de l'éthanol à 80%. Les vers de terre et les Enchytreidae ont été conservés dans du formol (Formaldéhyde 4%) durant au moins 1 mois avant leur transfert dans de l'éthanol à 70%.



Les invertébrés du sol et de la litière ont été identifiés par groupes fonctionnels, tels que définis par Lavelle *et al.* (2003), puis dénombrés au laboratoire des sols du Catie (**Annexe 12**).

II.3.4.2. Les amphibiens et les reptiles

Les captures ont été effectuées en 2009 à la fin de la saison sèche en mai et au cours de la saison des pluies en juillet.

Les animaux ont été capturés manuellement sur 8 cellules de 5 m x 5 m, séparées l'une de l'autre par des couloirs tampon de 10 m de large, et réparties régulièrement sur chacune des placettes d'échantillonnage de 1000 m² (Fig.8). Nous avons suivi le protocole non destructif décrit par Whitfield *et al.* (2007) : la recherche visuelle d'individus est conduite durant 5 minutes sur chaque cellule de 25 m², en suivant un parcours en zigzag et en ratissant la litière avec un râteau de jardinage.

En mai comme en juillet, les sessions de captures ont été menées une première fois en début de journée entre 07h00 et 11h00, et une seconde fois de nuit, entre 19h00 et 23h00. Cette méthode permet en théorie d'obtenir un taux de capture acceptable pour des espèces de litière qui sont en général nocturnes et passent la journée cachées dans des lieux souvent peu accessibles.

Nous avons utilisé les guides d'identification publiés par Solórzano (2004) et Savage (2002) pour identifier au niveau de l'espèce les reptiles et amphibiens capturés, en nous appuyant sur leurs caractéristiques morphologiques : taille, forme du corps, dessins de la peau ou des écailles, longueur de pattes et de queue, etc. (**Annexe 12**). Les animaux que nous n'avons pu identifier sur place furent conservés pour une identification ultérieure au laboratoire du Catie et de l'INBio.

II.3.4.3. Les mammifères

Les captures ont été conduites par piégeage non destructif, entre mars et juillet 2009. Sur chaque cellule de 10 m x 10 m (Fig. 8), un piège Sherman a été placé au pied du cacaoyer le plus proche du centre de la cellule, et un second piège Sherman a été attaché à la jorquette du même arbre, à environ 1,5 m du sol. Dans le cas des fragments forestiers témoins, nous avons utilisé l'arbre de sous bois le plus proche du centre de chaque cellule. Le nombre de pièges Sherman par placette d'échantillonnage était donc de 20 pièges.

Nous avons également placé trois pièges Tomahawk de plus grande taille sur la longueur centrale du rectangle, à chaque extrémité (2 petits Tomahawk) et au centre (1 grand Tomahawk). L'attractif alimentaire placé en fond de piège était renouvelé matin et soir. Tous les pièges placés au sol étaient dissimulés sous la litière de la cacaoyère afin de limiter les interférences avec les animaux domestiques. Le temps d'échantillonnage a été de 144 heures en continu (6 jours) avec un relevé des pièges effectué matin et soir, pour chacune des 36 agroforêts et des 8 fragments forestiers témoins. Nous avons utilisé le guide d'identification publié par Carillo *et al.* (1999) pour identifier les individus capturés au niveau de l'espèce (**Annexe 12**). Les animaux que nous n'avons pu identifier sur place (Musaraignes en particulier) furent conservés pour une identification ultérieure au laboratoire du Catie et de l'INBio. Chaque animal capturé a été marqué, mesuré et pesé avant d'être relâché.

II.3.4.4. Les épiphytes des cacaoyers et des plantes associées

Nous avons conduit l'échantillonnage des épiphytes selon la méthode proposée par Johansson (1974) mais en réduisant le nombre de secteurs de la plante hôte à prospecter (Figure 9). Nous avons choisi d'exclure la partie haute de la canopée, pour des raisons pratiques d'accessibilité et parce que la majeure partie de la diversité d'épiphytes se trouve entre la base du tronc et la basse canopée de la plante hôte.

Les plantes vasculaires (Orchidées, Broméliacées, Cactacées, Ptéridophytes, Aracées, etc.) ont pu être identifiées au niveau de l'espèce ou de la morpho-espèce. Les morpho-espèces clairement distinctes, stériles et non identifiables dans la littérature ont été prises en compte comme espèces à part entière. Les plantes non vasculaires ont été identifiées à minima au niveau de la Famille, à l'exception des champignons saprophytes et des lichens qui ont été identifiés au niveau de la Classe (**Annexe 12**).

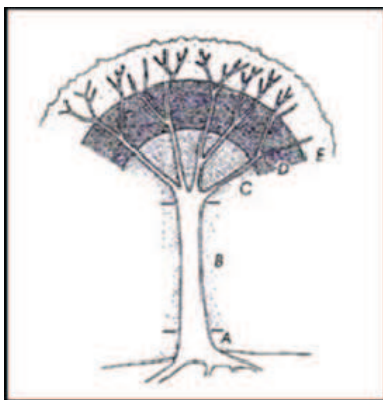


Figure 9. Découpage proposé par Johansson (1974) pour l'évaluation des peuplements d'épiphytes en 5 zones : la base du tronc du sol jusqu'à 30 cm (A); le fût ou tronc principal (B); la base de la canopée (C) et la moyenne canopée (D). Nous avons négligé l'inventaire de la haute canopée (E) dans notre étude.

Nous avons suivi trois protocoles selon le type de plante hôte et de système étudié :

i) Les épiphytes des cacaoyers ont été échantillonnées de manière exhaustive sur le cacaoyer le plus proche du centre de chaque placette. Le nombre maximum de cacaoyers échantillonnés par agroforêt est donc de 10 arbres.

ii) Les épiphytes des plantes associées aux cacaoyers ont été échantillonnées sur toutes les plantes du rectangle d'échantillonnage de taille supérieure ou égale à 2,5 m. L'échantillonnage était exhaustif jusqu'à 2,5 m puis sur estimation visuelle à l'aide de jumelles.

iii) Les épiphytes des fragments forestiers ont été échantillonnées sur l'arbre le plus proche du centre de chaque placette et de taille $> 2,5$ m. L'échantillonnage était exhaustif jusqu'à 2,5 m puis sur estimation visuelle à l'aide de jumelles.

Dans tous les cas, nous avons collecté un représentant de chaque espèce ou morpho-espèce afin de constituer un herbarium pour compléter le processus d'identification au laboratoire.

CHAPITRE III. Vegetation Structure and Productivity in Cocoa-based Agroforestry Systems in Talamanca, Costa Rica

DEHEUVELS Olivier*

UMR System – Cirad-Inra-SupAgro, Bâtiment 27 – 2, place Viala – 34 060 Montpellier, France – Email : olivier.deheuvels@cirad.fr

CATIE, DID – 7170 Cartago, Turrialba, 30501 Costa Rica

AVELINO Jacques

CIRAD, UR106 Bioagresseurs: Analyse et maîtrise du risque, TA A-106 - Avenue Agropolis, 34398 Montpellier cedex 5, France – Email : jacques.avelino@cirad.fr

CATIE, DID – 7170 Cartago, Turrialba, 30501 Costa Rica

IICA-PROMECAFE, AP 55, 2200, Coronado, San José, Costa Rica

SOMARRIBA Eduardo

CATIE, DID – 7170 Cartago, Turrialba, 30501 Costa Rica – Email : esomarri@catie.ac.cr

and

MALEZIEUX Eric

CIRAD / UPR Hortsys - TA B-103/PS4 - Boulevard de la Lironde - 34398 Montpellier Cedex 5, France – Email : eric.malezieux@cirad.fr

**Corresponding author*

Abstract

In the humid tropics, the remaining forest patches are increasingly isolated within an expanding agricultural matrix. There, a significant area consists of complex agroforestry systems with high structural and functional plant diversity. These anthropogenic habitats are gaining increasing conservation value as deforestation progresses. Cocoa-based agroforests provide habitats for some forest dependent species and play a largely undocumented role in providing other ecosystem services. The high variability of their botanical composition and structure is poorly described and its relevancy in assessing ecosystem services has not yet been investigated. We characterized the structure and productivity of 36 cocoa agroforests in Talamanca, Costa Rica. These agroforestry systems (AFS) were chosen to maximize contrasts in terms of biophysical context, botanical composition and management practices. Results showed significant differences in the vegetation structure that enabled us to distinguish four main clusters: complex and high density canopy AFS, high cocoa density AFS, high Musa density AFS and complex and low density canopy AFS. Changes in vegetation structure reflected differences in the farmers' strategies but did not affect the overall cocoa yield ($136 \text{ kg ha}^{-1} \text{ year}^{-1}$) or the aboveground fresh plant volume ($400 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$). Cocoa yield per tree in the high Musa density AFS cluster was 454.5 g per cocoa tree, which was significantly twice as much as in lower cocoa density clusters, suggesting that structure affects productivity through spatial distribution more than through botanical composition. These results open new perspectives to improve cocoa orchards' structural complexity and their relative ecosystem services without affecting their overall productivity. Further investigations and additional samplings are needed to fully understand the mechanisms involved.

Keywords

ASSOCIATED PLANTS – INTERCROP – MUSACEA - PRODUCTION - THEOBROMA CACAO - YIELD.

III.1. Introduction

In tropical America, a significant amount of the agricultural landscape where cocoa is grown is managed as agroforestry systems (AFS), considered today as an alternative paradigm for rural development (Leakey *et al.*, 2005). Following Somarriba (1992), these AFS can be defined after as *a form of multiple cropping under which three fundamental conditions are met : i) at least two plant species interact biologically, ii) at least one of these two species is a woody perennial and iii) at least one of them is managed for forage, annual or perennial crop production.* In cocoa-based AFS, shade trees are usually associated with traditional cacao varieties and very low levels of chemical inputs (Bentley *et al.*, 2004) in patterns of highly diverse structural and compositional complexity. Cocoa-based agroforests throughout the world can include from one to more than 30 associated tree species (Guiracocha *et al.*, 2001). This variability is found in a range of structural patterns, strongly suggesting that the quality of ecosystem services offered by these AFS should vary in the same proportions. However, there is an overall scarcity in the literature of studies of the vegetation structure of cocoa-based AFS and their influence on ecosystem services. Most publications focus more strictly on ecosystem services (Alves, 1990; Aumeeruddy and Sansonnens, 1994; Beer *et al.*, 2003; Reitsma *et al.*, 2001; Sonwa *et al.*, 2000; Suatunce *et al.*, 2004 and Thiollay, 1995), and use little detail to describe the noticeable structural heterogeneity and variability of cocoa agroforests (Somarriba *et al.*, 2003), which are generally clustered in one or two structural types (Rice and Greenberg, 2000). Moreover, most studies of plant and animal biodiversity in cocoa AFS are based on comparisons between one cocoa agroforest type and two “extreme” or “test” references, usually tropical forest fragments on the one hand and banana monocrop plantations on the other (Guiracocha *et al.*, 2001; Harvey *et al.*, 2006). Indeed, very few authors have tried to link the structural variability of each land use to productivity as an ecosystem service (Cheatham *et al.*, 2009; Steffan Dewenter *et al.*, 2007). In Costa Rica, cocoa based AFS in the Talamanca region have been extensively described with respect to the environmental and ecosystem services they provide such as carbon sequestration and biodiversity conservation but far less concerning cocoa and overall productivity related to their structure (Somarriba and Harvey, 2003; Suatunce *et al.*, 2003). Our objective was to analyze a set of vegetation and productivity characteristics using cluster analyses to build a quantitative typology of cacao agroforestry systems in south east Costa Rica. We hypothesized that botanical composition and structural diversity from the ground to the canopy strata would be enough to separate cocoa-based AFS into significantly different structural types. We also hypothesized that there would be significant differences in the typology regarding cocoa yield and fresh aboveground plant volume.

III.2. Material and methods

III.2.1. Study area and selection criteria for cocoa agroforests

The Talamanca region (Costa Rica) was chosen because it contains cocoa AFS structures ranging from highly complex canopies to low density canopies.

Data were collected between May 2008 and August 2009 in the Bribri Indigenous Reserve, Talamanca, south-east Costa Rica (9°00′–9°50′ N, 82°35′–83°05′ W). The reserve covers around 44 000 ha and belongs to tropical humid forest and premontane wet forest life zones (Holdridge *et al.*, 1975).

Mean daily air temperature is 25.9°C, and mean annual precipitation is 3,570 mm (IMN, 2010) with a relatively homogeneous distribution, due to the strong Caribbean influence. However two slight decreases in rainfall in March-April and September-October are observed (Herrera, 1985), just before each main cocoa harvest.

In the 10 x 10 km area of lowlands and foothills of the reserve where the 36 cocoa agroforests were selected, the agricultural landscape can be described as an annual floodplain located between 50 and 100 m above sea level, with seven main streams and their affluents. This floodplain is a mosaic of dominant banana-based AFS and small plantain monocrop plantations, interspersed with cocoa-based AFS and some grazing lands. The foothills are located between 100 and 400 m above sea level. There, secondary forest patches alternate with cocoa-based AFS, planted beans and rice in slash-and-mulch shifting agriculture and with fallow lands between 5 and 15 years old.

Less than 25% of the area remains forested (Somarriba *et al.*, 2003). Soil biogeochemical patterns in the neighboring Cabecar indigenous territory showed that Typic Hapludults are found on both ridge tops and mid slopes, Typic Dystrudepts and Dystric Eutrudepts occupy the footslopes, and Udifluvents and Fluventic Eutrudepts occupy the floodplain (Winowiecky, 2008; Xavier-Rousseau *et al.*, unpublished data).

From an initial sample of 250 AFS located in both lowlands and foothills, we selected a sub-sample of 36 cocoa agroforests that presented the greatest contrasts regarding shade management. The criterion used to characterize shade management was botanical composition considering the four most abundant plant species associated with cocoa. All 36 agroforests were farmers' plots managed under an organic certification scheme. Farmers were introduced to the methodology of the investigation which did not require any change in their existing practices.

III.2.2. Sampling

The area and the shape of each selected cocoa agroforest were mapped using a GPS track function. An estimated center was located visually on the GPS screen. Permanent sampling units of 50 x 20 m were installed at the center and oriented according to the shape of each cocoa agroforest in order to avoid border effects. Each 1000 m² sampling unit was then divided into ten 10 x 10 m subplots that were used to organize the assessments.

III.2.2.1. Vegetation structure

Cocoa agroforests were divided into three vertical strata that were used to describe their vegetation structure:

The ground cover stratum: from 0 to 2.5 m in height. Here the proportions of ligneous, herbaceous, mosses, ferns and soil litter were visually evaluated on ten 1 m² square units located at the center of each subplot;

The cocoa stratum that was specifically defined as the cocoa tree understory layer: the age, variety and mode of propagation of cocoa trees were noted in interviews with farmers. Cocoa trees were counted. Their basal area at a height of 30 cm from the ground and their total height were measured.

The canopy stratum: all plants 2.5 m in height or over and associated with cocoa trees were identified, counted and their total height and basal area at 130 cm were measured.

III.2.2.2. Productivity

Cocoa productivity was measured by counting all healthy ripe pods on each cocoa tree within the 1000 m² sampling unit, just before the two peak harvests, between April and May and between October and November 2008. On each sampling unit, we harvested 30 cocoa pods during the dry season (April) and during the rainy season (November). When a sampling unit did not provide 30 pods, we extended our search to the neighboring cocoa trees in the same cocoa field until we obtained the required number.

We weighed the corresponding fresh cocoa beans in the field. We applied a 56 % discount to the average weight of fresh beans per pod in each season to obtain the dry cocoa commercial yield according to Braudeau (1969).

Fresh aboveground plant volume (B) was estimated by measuring the total height and the diameter of each cocoa tree and each associated plant more than 2.5 m tall. Total height was measured with a clinometer. The diameter of associated plants was measured at breast height (dbh) with a measuring tape for associated plants and of cocoa trees at 30 cm height in order to determine a basal area for each plant. Finally, fresh aboveground plant volume was estimated for each associated plant and for cocoa as $(B) = \text{basal area} \times \text{total height}$.

III.2.3. Analytical methods

III.2.3.1. Vegetation structure

Both qualitative and quantitative variables were measured. The quantitative variables were converted into classes of equivalent size to enable joint analysis of the information. This method helped avoid problems of extreme values, standardizing distributions, and homogenizing data. The latter is especially useful when all variables are not measured with equal precision (Avelino *et al.*, 2006; Savary *et al.*, 1994, 1995).

Second, we performed a multiple correspondence analysis (MCA) of each category of variables. This technique is suitable for qualitative variables. The data were binary codes expressing the absence (0) or presence (1) of each modality. The MCA was used to calculate the factorial coordinates of the plots on the first seven axes, those that grouped the most representative information. These first seven dimensions out of a total of 20 explained 64% of the variation and individually not less than 5%. This procedure allowed us to give less weight to non-standard individuals, i.e. those that were well explained by last MCA axes. Otherwise, those individuals would have been singled out when the typologies were being created.

Third, the coordinates of the individuals on the selected axes were used in a cluster analysis (aggregation criterion: second order moment) which led to the creation of typologies. The combination of a MCA and a cluster analysis is a common way to create typologies (Avelino *et al.*, 2006; Kristensen, 2003).

Finally, we tested all initial qualitative and quantitative variables for their relevance in distinguishing clusters with ANOVA for quantitative variables and with Chi^2 tests for qualitative ones. Quantitative variables were log transformed when necessary to respect the assumption of homoscedasticity. Mean comparisons of and assignment to clusters were made using the Least Significant Differences (LSD) test at $p < 0.01$, using the R software (2010).

III.2.3.2. Productivity

Log transformed productivity variables for estimated yield and for estimated aboveground fresh plant volume were tested by ANOVA. Comparisons of and assignment to clusters were made using the Least Significant Differences (LSD) test at $p < 0.01$, using the R software (2010).

Finally, correlation has been tested between the annual cocoa yield per tree and the relative proportion of the following four groups of plants: cocoa trees, Musaceae, palm trees and ligneous trees associated with cocoa

III.3. Results

III.3.1. Structure variability

The statistical analysis was conducted on variables shown in Table 1 and grouped the sampled cocoa AFS into four clusters: complex and high density canopy AFS, high cocoa density AFS, high Musa density AFS and complex and low density canopy AFS (Table 1).

III.3.1.1. Complex and high density canopy AFS

The ground stratum of this category of AFS differed from the other three clusters as it had the highest proportion of young tree seedlings (3.92%) and one of the lowest proportions of weeds (Table 1).

The cocoa stratum of AFS belonging to this cluster had medium ranked cocoa tree density and diameters comparable to the cluster containing complex and low density canopy AFS. These cocoa trees were the tallest of all the clusters with 40% of the cocoa trees taller than 5 m (Table 1).

The canopy stratum of these AFS showed the second highest density of plants associated with cocoa, after the High Musa density AFS cluster. These cocoa agroforests were the most heavily shaded, with almost 93% of shade 1 m above the ground (Table 1). Most of the associated plants (90%) belonged to the lower and medium canopy, between 2.5 and 20 m in height. These relatively small plants were mainly trees (64%) and palm trees (18%), the highest proportion of palm trees being in this cluster. This cluster had the highest Shannon index of diversity (2.06) and the lowest Simpson index of equity (0.17), this being the result of a high number of poorly represented associated species.

Table 1Description of the vegetation structure patterns^a (quantitative factors; means; qualitative factors; % of plots).

Vegetation structure patterns (number of cocoa agroforests)	Complex and high density canopy AFS (6)	High cocoa density AFS (11)	High Musa density AFS (10)	Complex and low density canopy AFS (9)	Overall (36)	F value (Df=3)	χ^2 value (Df=3)
Canopy compartment							
Mean number of associated plants per hectare	420.0ab	247.3c	471.0a	294.4bc	350.0	7.86**	
Mean basal area for associated plants (m ²)	1.36a	1.15a	0.80a	1.34a	1.97	1.35 NS	
Mean % of shade at 1 m height	92.74a	87.59a	72.08b	88.28a	84.31	18.23**	
Mean % of short associated plants [2.5–10 m]	62.48ab	25.89c	75.13a	44.53bc	50.33	22.09**	
Mean % of medium sized associated plants	27.21a	23.73a	12.26b	19.29ab	20.01	5.36**	
Mean % of tall associated plants (>20 m)	10.32b	46.39a	11.68b	35.36a	27.98	22.00**	
Mean % of Ligneous associated to cocoa	64.30b	85.75a	32.52c	67.44ab	62.81	24.16**	
Mean % of Musacea associated to cocoa	17.54b	9.48b	61.70a	17.61b	27.36	27.76**	
Mean % of Palmacea associated to cocoa	18.16a	4.77a	5.77a	14.95a	9.83	3.12 [†]	
Diversity Shannon–Wiener index	2.06a	1.54bc	1.41c	2.03ab	1.71	6.21**	
Equity Simpson index	0.17b	0.30ab	0.38a	0.17b	0.27	6.38**	
Cocoa trees compartment							
Mean number of cocoa trees per hectare	543.3ab	692.7a	364.0b	558.9ab	543.1	6.90**	
Mean age of cocoa field (years)	18.00a	18.55a	31.20a	22.11a	22.86	1.76 NS	
Cocoa variety (% local vs introduced)	11.8a	23.5a	41.2a	23.5a	47.2	-	3.09NT
Cocoa propagation mode (% sown vs planted)	6.7a	40.0a	33.3a	20.0a	41.7	-	2.84NT
Mean % of short cocoa trees [<2.5 m]	9.17b	9.73b	37.10a	19.22b	19.61	6.20**	
Mean % of medium low cocoa trees [2.5–5 m]	50.67a	53.73a	50.20a	53.56a	55.25	0.89 NS	
Mean % of medium high cocoa trees [5–7.5 m]	36.17a	18.82b	11.30b	21.78ab	20.36	2.91 [†]	
Mean % of high cocoa trees [>7.5 m]	3.83a	7.82a	1.70a	5.22a	4.81	0.42 NS	
Cocoa trees basal area (m ²)	0.91ab	1.39a	0.79b	0.88ab	1.02	2.84 [†]	
Ground compartment							
Mean % of mosses and ferns ground coverage	8.88a	8.80a	5.41a	10.35a	8.26	1.13 NS	
Mean % of ligneous plant ground coverage	3.92a	2.48ab	0.62b	3.96a	2.57	8.55**	
Mean % of herbaceous plant ground coverage	23.37b	28.66b	49.52a	32.37ab	34.50	5.22**	
Mean % of soil litter ground coverage	63.01a	58.32a	44.43a	51.91 ^a	53.64	2.16 NS	
Mean % of bare soil ground coverage	0.82a	1.74a	0.02a	1.42a	1.03	0.90 NS	

NS: non significant; NT: not tested (expected values under 5). Values in the same line with the same letters are not significantly different [LSD test at $p < 0.01$].^a Vegetation structure patterns obtained by cluster analysis of the 7 leading factorial coordinates calculated by multiple correspondence analysis. The first 7 dimensions on a total of 20 explained 64% of the variation.[†] Significant at $p < 0.05$.** Significant at $p < 0.01$.

III.3.1.2. High cocoa density AFS

The ground stratum of this category of AFS had an intermediate proportion of young trees and one of the lowest proportions of weeds (Table 1).

The cocoa stratum of AFS in this cluster had the highest density of cocoa trees (693 trees ha⁻¹) and medium ranked diameters comparable to the cluster containing complex and low density canopies. These cocoa trees were not as tall as those in the complex and high density canopy AFS cluster, probably due to their lower density and the lower amount of shade provided by the canopy (Table 1).

The canopy stratum of these AFS had the lowest density (243 plants ha⁻¹) of plants associated with cocoa. These cocoa agroforests were still heavily shaded, with almost 88% of shade 1m above the ground. Most of the associated plants (70%) belonged to the medium and high canopy levels, i.e. 10 m tall or taller. These relatively tall plants were almost all trees (86%). Musa and palm trees were almost absent. A relatively low diversity index and a high equity index indicate a much poorer mix of species among these associated trees with a few particularly abundant species, such as *Cordia alliodora* (Table 1).

III.3.1.3. High Musa density AFS

The ground stratum of this category of agroforests included almost no tree seedlings, partly because of the poor canopy cover and partly because most of them are flooded at least once a year (Table 1). Seeds, seedlings and litter are thus regularly washed out to the rivers. Their ground cover had the highest proportion of weeds (50%) of all clusters.

The cocoa stratum of AFS belonging to this cluster had the lowest density of cocoa trees (364 trees ha⁻¹) of all the clusters (Table 1). The proportion of short thin trunked cocoa trees was especially high but the cocoa trees were pruned twice a year and auto shading was much lower than in the other clusters (Table 1).

The canopy stratum had a higher density of associated plants (471 plants ha⁻¹) than in any other cluster and higher than the density of cocoa trees (364 trees ha⁻¹). The majority of the plants (60%) were small sized Musaceae (Table 1). In this cluster, the canopy stratum had the lowest proportion of trees (33%) and the lowest proportions of both tall (12%) and medium sized (12%) associated plants (Table 1). Overall shade (72%) was the lowest of all the clusters (Table 1). Finally, this cluster had the lowest diversity index (1.41) coupled with the highest equity index (0.38) (Table 1).

III.3.1.4. Complex and low density canopy AFS

The ground stratum of AFS belonging to this cluster had the highest proportion (3.96) of tree seedlings (Table 1), together with complex and high density canopy AFS (3.92). The main difference between this cluster and the high cocoa and high Musa density clusters was the high proportion of weeds (32%) which was the second highest among the clusters.

The cocoa stratum showed the second highest cocoa tree density (543 trees ha⁻¹) of all the clusters. In this cluster, cocoa trees were pruned regularly and for this reason were neither particularly small nor particularly tall (Table 1).

The canopy stratum had the second lowest density of associated plants (294 plants ha⁻¹). However, overall shade was among the highest (88%) of all the clusters (Table 1). Shade was mainly provided by a canopy stratum with three well represented layers. The plants associated with cocoa were mainly trees (67%) found in lower but nevertheless quite high proportions in the short (45%) and medium sized (19%) plant layers. They represented one of the highest proportions of all clusters in the upper layer (35%). This cluster also had the lowest equity index (0.17) and one of the highest (2.03) diversity indexes (Table 1), indicating a more diverse community of associated plants than in high cocoa and high Musa density AFS, and almost equivalent to complex and high density canopy AFS (Table 1).

III.3.2. Productivity

Table 2 shows our 36 cocoa-based AFS samples according to the productivity indicators. The estimated annual cocoa yield ranged from 50 to almost 300 kg ha⁻¹ year⁻¹ in dry weight, with an overall mean of 136 kg ha⁻¹ year⁻¹. Estimated annual cocoa yield per tree ranged from 108 to 991 g tree⁻¹ year⁻¹ in dry weight, with an overall mean of 290 g tree⁻¹ year⁻¹.

Finally, in our 36 cocoa-based AFS, fresh aboveground plant volume of associated plants and overall fresh aboveground plant volume ranged from 108 to 985 m³ ha⁻¹ and from 172 to 1037 m³ ha⁻¹ respectively. The cocoa trees fresh aboveground plant volume ranged from 9 to 214 m³ ha⁻¹, reflecting the range of densities for this stratum (Table 2).

Table 2 shows that there was no significant difference among the clusters in fresh aboveground plant volume, either in the cocoa stratum, the canopy stratum or in overall fresh aboveground plant volume (Table 2). Dry cocoa bean yield per ha was also statistically identical among clusters.

Table 2
Results of ANOVA conducted on cocoa yield and fresh aboveground plant volume for the four vegetation structure patterns^a (mean values).

Vegetation structure patterns (number of cocoa agroforests)	Complex and high density canopy AFS (6)	High cocoa density AFS (11)	High Musa density AFS (10)	Complex and low density canopy AFS (9)	Overall \pm SD (36)	Median [Min-Max] (36)	F value (Df= 3)
Productivity							
Estimated overall aboveground fresh plant volume ($m^3 ha^{-1}$)	371.7a	406.4a	343.0a	464.4a	397.4 \pm 190.2	356.1 [172.0-1036.8]	0.67
Estimated canopy aboveground fresh plant volume ($m^3 ha^{-1}$)	331.7a	340.0a	314.0a	423.3a	351.2 \pm 190.4	289.8 [107.8-985.1]	0.54
Estimated cacao aboveground fresh plant volume ($m^3 ha^{-1}$)	41.7a	66.4a	29.0a	42.2a	46.1 \pm 40.1	37.8 [8.7-214.4]	2.08
Dry cocoa yield ($kg ha^{-1} year^{-1}$)	105.67a	148.64a	147.30a	127.89a	136.02 \pm 50.31	125.69 [56.25-295.69]	1.20
Dry cocoa yield per cocoa tree ($g tree^{-1} year^{-1}$)	197.17b	235.27b	454.50a	237.11b	290.33 \pm 176.11	248.05 [108.18-991.07]	5.52**

Values in the same line with the same letters are not significantly different [LSD test at $p < 0.01$].

^a Vegetation structure patterns obtained by cluster analysis of the 7 leading factorial coordinates calculated by multiple correspondence analysis. The first 7 dimensions on a total of 20 explained 64% of the variation.

** Significant at $p < 0.01$.

However, differences in dry cocoa bean yield per cocoa tree were highly significant ($p < 0.01$), and the highest productivity ($455 g tree^{-1} year^{-1}$) was in high Musa density AFS (Table 2).

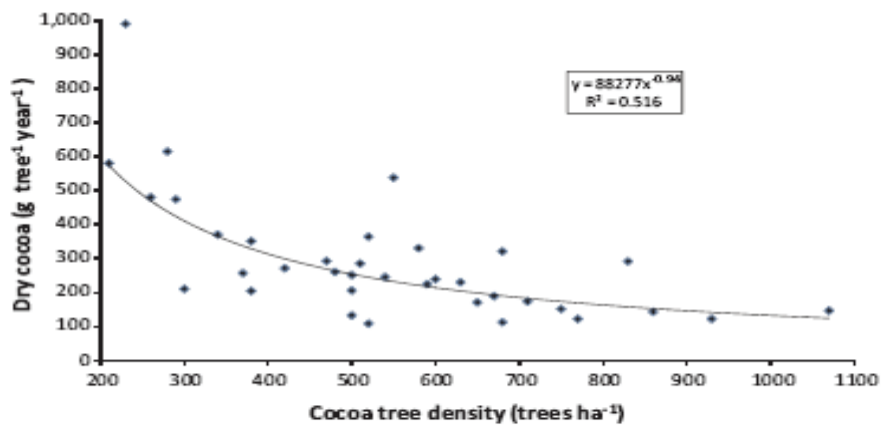


Fig. 1. Correlation between the annual cocoa yield per tree and the cocoa tree density in 36 cocoa-based agroforestry systems (Talamanca, Costa Rica).

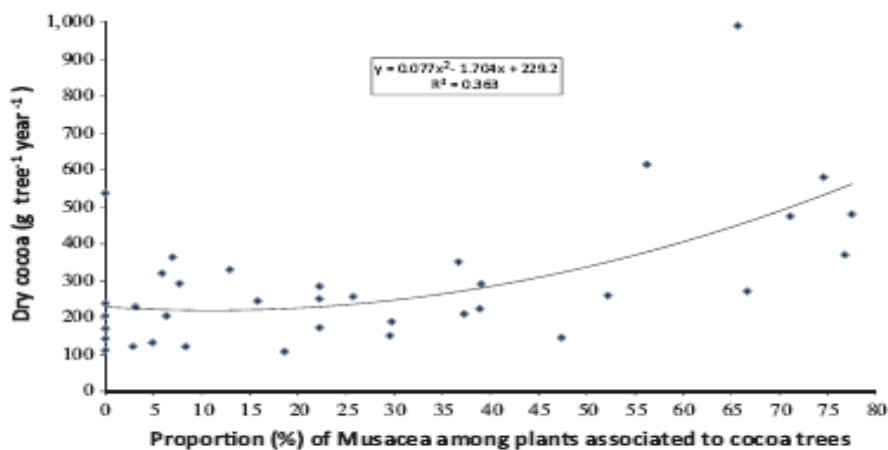


Fig. 2. Correlation between the annual cocoa yield per tree and the relative proportion of Musaceae among plants associated with cocoa in 36 cocoa-based agroforestry systems (Talamanca, Costa Rica).

We tested correlations between yield per cocoa tree and structural factors, and found that cocoa yield per tree decreased with increasing density of cocoa trees (Fig. 1) and increased when the relative proportion of Musaceae in the agroforest was above 15% (Fig. 2). Correlations were also tested with palm trees and ligneous trees and no clear relations were found.

III.3. Discussion

III.3.1. Cocoa yield in our sample.

All the cocoa-based systems that were selected in our 36 AFS sample could be considered as low-yielding in terms of cocoa productivity. In particular, yields appear to be below the average yields of full sun systems in cocoa producing regions in Africa, Asia and also Latin America. Many low-yielding cocoa AFS exist in the world and especially in Latin America, and even in major cocoa producing countries, where recent data showed that average cocoa yields based on 60 AFS samples were 456 and 214 kg ha⁻¹ year⁻¹ in Ghana and Ivory Coast respectively (Gockowski *et al.*, 2010). Similar values based on a sample of 800 cocoa-based AFS were found by Assiri *et al.* (2009) in Ivory Coast. Our sample of 36 AFS showed yields ranging from 50 to 296 kg ha⁻¹ year⁻¹, with an average cocoa yield of 136 kg ha⁻¹ year⁻¹. In common with most other tropical crops, the cocoa harvest is not limited to one short period, but is spread out over several months, with one or two peak harvest periods per year (Wood, 2001). In many countries, including in Costa Rica, some cocoa can be harvested all year round, outside peak periods. In Talamanca, the cropping pattern has two peak harvest periods per year (Somarriba and Beer, 2011) between April and June (minor peak) and between October and January (major peak). Records show that 70% to 80% of the annual crop is produced during these two peaks. The other 20% to 30% is produced outside the peak periods. As we only counted pods during these two peaks, we can assume that cocoa productivity was underestimated by about 20 to 30%. Finally, we assessed the cocoa yield based only on healthy pods and not overall pod production throughout the year. In our sample, losses due to frosty pod rot (*M. rozeri*) were about 35% on average (Avelino and Deheuvels, unpublished data) and can easily reach 87% in Talamanca (Krauss and Soberanis, 2002; Somarriba and Beer, 2011). As a consequence, real potential yield is not so low and is even comparable to West African yields, especially considering the high density of the canopy and the low density of cocoa trees in Talamanca compared to African orchards.

III.3.2. Aboveground plant volume, cocoa yield and structure clustered AFS.

What we showed here is that for the same yield and fresh aboveground plant volume levels, significant differences in structure reveal significant farmers' strategies regarding cocoa and regarding shade management of associated plants. Dry cocoa bean yields per ha did not statistically differ among clusters. This suggests that, despite significantly different structures, it is possible to maintain similar plant volume and yield levels. This first result opens the way to improve other ecosystem services, especially those linked with structure such as habitat quality for wild fauna and flora or water and soil conservation (Clough *et al.*, 2009; Schroth and Harvey, 2007; Schroth *et al.*, 2004). We can assume that if such a wide range of structure was evidenced in 36 cocoa-based agroforests, the range would even be wider in a larger sample and if sampling was extended to other regions.

Shaded crops, such as cocoa (*Theobroma cacao*), are managed by smallholders in 50 countries in the humid tropics of Asia, Africa, Central and South America (Franzen and Borgerhoff Mulder, 2007; Rice and Greenberg, 2000). In most cocoa producing countries, cocoa and associated crops are the main source of income for local indigenous and poor communities (Dahlquist *et al.*, 2007). With a sustained increase in world chocolate consumption of 2-3% per year, and growing human populations in many of the cocoa producing regions, pressure to intensify cocoa production is likely to increase (Schroth and Harvey, 2007). However, links between cocoa productivity and vegetation structure are poorly described in the literature. Since the original structure-based analysis of a cocoa agroforest by Johns in 1999, the structure of cocoa-based AFS has been described with increasing accuracy. Rice and Greenberg (2000) suggested classifying cocoa-based AFS in two groups with contrasting habitats for wild biodiversity: rustic or planted shade cocoa-based AFS. A third type, called "technified cocoa", consisting of monocrop and full sun cocoa plantations, was used as a control. The difference between the rustic and the planted shade types was mainly due to the lack of tall forest remnants in the latter. This paper paved the way for structural differentiation of cocoa AFS. Later, Somarriba and Harvey (2003) provided a more specific and detailed typology of the Talamanca region (Costa Rica): six types of cocoa-based agroforests were characterized based on the density of up to five species in three strata. Finally, Somarriba (2005) produced a theoretical combined representation of plant species, strata and densities per stratum. This last representation was the first to include a specific ground stratum from 0 to 1 m in height and is one of the most accurate proposal to characterize the variability of structure found in these AFS. Our work allows to confirm this representation with field data and to characterize with more precision the botanical composition, the strata organization and composition from the ground to the top of the canopy. Our work also highlights the missing relationship between structural variability and productivity.

In our sample, the description of the vegetation structure should be completed by some elements concerning the local context, in order to better link the observed structures with farmers strategies. The complex and high density canopy AFS cluster included typical hilltop cocoa agroforests. These are small plots, from 0.4 to 0.6 ha in size, located on steep slopes (16 to 35 degrees) at altitudes between 250 and 400 m above sea level. These agroforests are found in remote places, and are often in direct contact with well conserved forest patches. They are poorly managed with one removal of young cocoa shoots by hand per year and no pruning, two sanitary harvests at the same time as the main two harvests and three to four weed removals with machete per year. The farmers' strategies regarding shade management in these AFS reflect this situation. The plots are heavily shaded, relatively younger and have a canopy mostly represented in the low and medium layers. They are difficult to access because they are located far away and on steep slopes. The harvest has to be carried on one man's back and this is the main reason why the plots are small and so diversified. Finally, the composition of the associated plant species is influenced both by the heavily forested landscape and the remote location of these plots which makes them hard to weed or prune frequently. Harvests from cocoa or associated plants can hardly be brought to markets and self consumption is the main explanation for the diversification level of these complex and high density canopy AFS.

The high cocoa density AFS cluster includes unpruned foothill cocoa agroforests. These plots are slightly bigger (0.2 – 1.0 ha) and are located on steep slopes (10 to 35 degrees) at lower altitudes, between 150 and 300 m above sea level, and in a less forested landscape. They are managed in the same way as complex and high density canopy AFS except that young cocoa shoots are cut one more time per year. Farmers managing high cocoa density AFS have easier access to transport and to market. These AFS are more oriented towards cocoa production than complex and high density canopy AFS. They contrast with the high *Musa* density cluster which includes agroforests that are typical of lowlands and floodplains. They are the biggest plots (0.8 – 2.75 ha) and are located on flat lowlands at altitudes between 60 and 100 m above sea level. These agroforests are by far the most intensively managed in Talamanca. Cocoa and banana harvest can easily be transported by land or water to the market places and collecting network is organized (Dahlquist *et al.*, 2007). Cocoa trees are pruned once or twice a year, during which young shoots are removed. Sanitary harvests are done two to three times a year and weeds are cut five times a year, mainly because these agroforests are more accessible and more frequently harvested than those in the other clusters, especially between the main harvests.

This confirms that these agroforests could be more appropriately described as banana-based agroforests, even if farmers call them cocoa fields. The negative relationship between cocoa yield per tree and the density of cocoa trees was expected as it is well known in monocropping systems.

As described in section III.3.1., the high *Musa* density cluster had the lowest density of cocoa trees of all the clusters and its very dense canopy stratum included mainly Musaceae (60%). In this case, each individual cocoa tree produced almost twice as much as cocoa trees in other clusters. In this region, water is not a limiting factor. We can expect that two main factors may explain these results. First, the competition for nutrients between cocoa trees and between cocoa trees and associated plants is probably low. We can assume these plants do not compete for nutrients with cocoa as much as other plants, as they have no deep rooting system. Second, light availability for cocoa trees was probably higher in these systems as compared with complex AFS, as Musaceae and cocoa occupied almost the same stratum and the overstorey shade was light. The type of plant associated with cocoa trees in low density situations could play a mitigating role in the effect of density on cocoa yield per tree. Interactions between cocoa tree density and the proportion of Musaceae require further investigation to identify the exact effects Musaceae have on cocoa yield per tree.

The complex and low density canopy AFS cluster includes foothill cocoa agroforests that are very similar to the high cocoa density AFS cluster in terms of bio-physical context, even if they are located slightly lower on the slopes. These AFS are slightly bigger than the high cocoa density AFS but are still small (0.25 – 1.25 ha) and are located on steep slopes (10 to 35 degrees) at altitudes between 220 and 310 m above sea level. In terms of management, they differ from complex and high density canopy AFS and high cocoa density AFS because the cocoa trees are pruned twice a year. With an average of two sanitary harvests and four weed cuttings per year, agroforests belonging to this cluster are similar to those of complex and high density canopy AFS and high cocoa density AFS for these criteria.

Finally, the four clusters based on vegetation structure parameters can be compared for their average cocoa yield per tree using the cocoa density criteria as a vegetation structure indicator (Fig. 3). The arrow represents the potential for low yield per tree categories to shift to high yield per tree situations without affecting its overall productivity, possibly by spatially organizing and managing vegetal biodiversity associated with the cocoa trees.

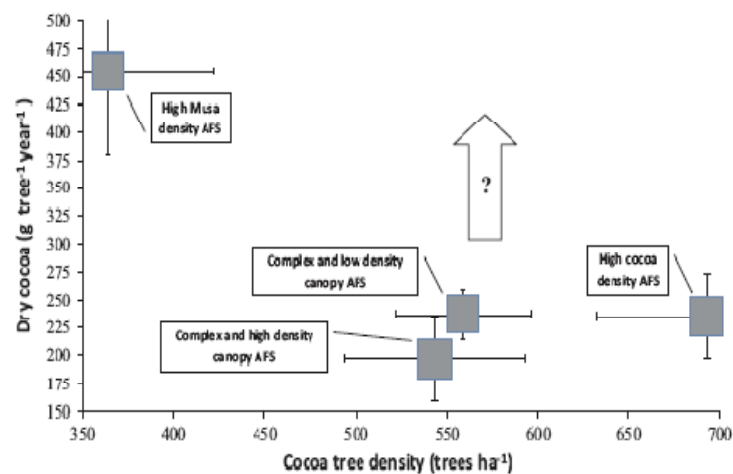


Fig. 3. The use of cocoa tree density as a structural indicator to evidence four situations of production where four significantly different structural clusters made of agroforestry systems (AFS) with equivalent plant volume and productivity levels per ha illustrate four different farmers' strategies.

III.4. Conclusions

Our study showed that cocoa agroforests within a restricted area can be separated into significantly different structural groups. These groups differ in a number of variables concerning the ground, cocoa and canopy strata. In spite of these differences, neither cocoa yield per ha, nor estimated aboveground fresh plant volume of the system were affected by this variability. This result highlights the different farmers' strategies that can be found in the same cocoa producing area. Farmers choose the mix of species they want to associate with cocoa trees according to their strategies and their choice does not affect the overall productivity of the system. Further investigations are needed to understand these farmers' strategies in which management of shade species plays a central role, and to link these strategies with ongoing investigations on shade management. Existing cocoa-based AFS in Central America need to be investigated to identify those that have a high density of cocoa trees and a high yield per tree. Identification of the factors involved in increasing cocoa yield per tree in AFS with a high density of cocoa trees is a key issue for the intensification of these systems.

Our results also throw a positive light on proposals to increase (rather than simplify) the vegetative complexity of cocoa AFS and to provide larger amounts of habitat for forest species without affecting the productivity of the main crop. Further efforts are needed to assess the effects of different botanical compositions of cocoa AFS when the density of cocoa trees remains stable. How structure can affect the impact of pests and diseases on cocoa productivity under different farmers' management strategies is still poorly known. The impact of frosty pod rot disease (*Moniliophthora roreri*) on cocoa productivity could also vary with the degree of shade, the height of the cocoa trees, or even the botanical composition of the canopy layer.

Acknowledgements

The authors wish to thank the Bribri indigenous communities for their welcome, patience and help. We also wish to thank Ignacio Rodriguez Arias for the collection of data and for his human qualities.

This study was co-financed by CATIE and CIRAD core budgets, and particularly through the PCC, FIRC (CFC), PCP, and the OMEGA3 projects.

CHAPITRE IV. How are Alpha-and Beta-diversity affected by vegetation structure in cocoa-based agroforests?

Olivier Deheuvels^{*}, Jacques Avelino, Sergio José Vilchez Mendoza, Guillaume Xavier Rousseau, Grimaldo Soto Quiroga, Marcos Decker Franco, Eric Malézieux and Eduardo Somarriba

**Corresponding author: olivier.deheuvels@cirad.fr*

Abstract

In the humid tropics, the rapid rate of deforestation has resulted in a race to protect remaining forest patches that are increasingly isolated within a rapidly expanding agricultural matrix. In these landscapes, a significant area consists of complex agro-forestry systems with high structural and functional plant diversity, providing critical resources for biodiversity conservation, such as food and habitat. Although not a substitute for natural forests, these anthropogenic habitats are gaining increasing conservation value as deforestation progresses. Shaded tree crops, such as cocoa, provide habitats for numerous forest dependent species of high conservation value and play a largely undocumented role in providing other ecological services. The botanical composition and structural complexity of cocoa agro-forests has been described by Deheuvels *et al.* (2011) in the Talamanca region, Costa Rica. We assessed if differences in vegetation structure can affect the wild diversity of small mammals, amphibians, reptiles, and soil and litter invertebrates, cocoa and associated plants Epiphytes. These seven taxa were sampled in 36 cocoa agro-forest located in Talamanca, Costa Rica. Results show that Alpha diversity is not affected by changes in vegetation structure and composition, except for amphibians and epiphytes found on cocoa trees. However, all taxa showed distinct species repartition patterns when compared between cocoa vegetation clusters and with forests. The Beta diversity of these taxa was affected by vegetation structure. This suggests that cocoa-based agro-forests should not be considered equals regarding habitat quality when they structurally differ. We show that through beta-diversity assessment, we can have a better understanding of species composition and how it is affected by habitat quality. The management of the shade component in these AFS could play a key role in segregating wild species hosted in these systems.

Keywords

CACAO - AGROFOREST – VEGETATION – STRUCTURE – ALPHA DIVERSITY - BETA DIVERSITY

IV.1. Introduction

Despite decades of investment in attempts to reverse deforestation and degradation, the loss of tropical forests continues at a stabilized rate of some 12.3 million ha per year (Marcoux, 2000). Industrial logging, conversion for agriculture, and forest fires, are responsible for the bulk of global deforestation today and one of the most important direct drivers of biodiversity loss and ecosystem service changes is habitat change (Millennium Ecosystem Assessment, 2005). Tropical agro-forestry systems have been widely promoted as a natural resource management strategy that attempts to balance the goals of agricultural development with the conservation of biodiversity (Schroth *et al.*, 2004; Izac and Sanchez, 2001). In most cocoa producing countries, a significant amount of the agricultural landscape where cocoa (*Theobroma cacao*) is grown is managed as agro-forestry systems (AFS). Shaded crops, such as cocoa, are undertaken by smallholders in 50 countries of the humid tropics (Franzen and Borgerhoff Mulder, 2007) and pressures to intensify cocoa production are likely to increase (Schroth and Harvey, 2007). Economists increasingly recognize that if markets permitted consumers to choose between production systems with or without positive environmental and social externalities, prices of products like cocoa would be higher to permit the incorporation of these equally economic benefits (Alger, 1998). Cocoa AFS include shade trees that are usually associated with traditional cacao varieties and very low levels of chemical inputs (Bentley *et al.*, 2004) in patterns of highly diverse structural and compositional complexity (Deheuvels *et al.*, 2011). Little structural patterns are actually described in the literature but their high diversity strongly suggests that the quality of ecological services offered by these AFS should vary considerably. A number of papers have dealt with biodiversity conservation in cocoa-based AFS (Alves, 1990; Aumeeruddy and Sansonnens, 1994; Clough *et al.*, 2011; Reitsma *et al.*, 2001; Rice and Greenberg, 2000; Somarriba, 2005; Somarriba and Harvey, 2003; Sonwa *et al.*, 2000; Thiollay, 1995), but to our knowledge, none establish the link between the diversity of vegetation structure complexity of these cocoa AFS and the diversity of wild biodiversity they host. We hypothesized that the conservation value of cocoa AFS and their ability to offer habitats for wild species should be greatly influenced by their botanical composition and structural complexity. We also assumed that botanical composition and structural complexity would be enough to segregate cocoa based AFS in significantly different structure types. We based our study on the characterization of the vegetation structure made by Deheuvels *et al.* (2011) on 36 cocoa agro-forests located in Talamanca, Costa Rica. We used concepts developed by ecologists to characterize the wild plant and animal species diversity. Ecologists have traditionally viewed the total species diversity within a set of communities as a multiplicative concept (Veech *et al.*, 2002).

This multiplicative concept has been recently revisited (Crist *et al.*, 2003; Veech *et al.*, 2002) and emphasis was put on an additive partitioning of the total diversity where the average diversity within a community (alpha) and the diversity among the communities (Beta) sum better than multiply, to give the total diversity. The alpha-diversity (Huston, 1996; Whittaker, 1960, 1967, 1972; Fisher *et al.*, 1943) of 8 taxa was used to study the effect of habitat heterogeneity between the 36 cocoa AFS.

We used the beta-diversity of these 8 taxa between the 4 clusters based on vegetation structure described in Deheuvels *et al.* (2011), to study spatial heterogeneity on a vegetation complexity gradient. Finally we used gamma-diversity to characterize the overall geographical diversity of our sample. This paper is one of the few attempts published in the last five years (Steffan-Dewenter *et al.*, 2007) to test the implication of the botanical and structural diversity of cocoa agro-forests on wild diversity for terrestrial plants and epiphytes, amphibians, reptiles, soil invertebrates, litter invertebrates and mammals in a cocoa-growing area directly in contact with the international Biodiversity hotspot La Amistad International Park and which is included in the Mesoamerican biological corridor (Harvey *et al.*, 2008 and 2005).

IV.2. Material and methods

IV.2.1. Study area and selection criteria for cocoa agroforests

The Talamanca region (Costa Rica) was chosen because it contains cocoa AFS structures ranging from highly complex canopies to low density canopies. This region was also chosen because it is in close contact with a hotspot for tropical biodiversity conservation: La Amistad International Park.

Data were collected between May 2008 and August 2009 in the Bribri Indigenous Reserve, Talamanca, south-east Costa Rica (9°00'–9°50' N, 82°35'–83°05' W). The reserve covers around 44 000 ha and belongs to tropical humid forest and premontane wet forest life zones (Holdridge *et al.*, 1975).

Mean daily air temperature is 25.9°C, and mean annual precipitation is 3,570 mm (IMN, 2010) with a relatively homogeneous distribution, due to the strong Caribbean influence. However two slight decreases in rainfall in March-April and September-October are observed (Herrera, 1985).

In the 10 x 10 km area of lowlands and foothills of the reserve where the 36 cocoa agroforests were selected, the agricultural landscape can be described as an annual floodplain located between 50 and 100 m above sea level, with seven main streams and their affluents.

This floodplain is a mosaic of dominant banana-based AFS and small plantain monocrop plantations, interspersed with cocoa-based AFS and some grazing lands. The foothills are located between 100 and 400 m above sea level. There, secondary forest patches alternate with cocoa-based AFS, planted beans and rice in slash-and-mulch shifting agriculture and with fallow lands between 5 and 15 years old.

Less than 25% of the area remains forested (Somarriba *et al.*, 2003). Soil biogeochemical patterns in the neighbouring Cabecar indigenous territory showed that Typic Hapludults are found on both ridge tops and mid slopes, Typic Dystrudepts and Dystric Eutrudepts occupy the footslopes, and Udifluvents and Fluventic Eutrudepts occupy the floodplain (Winowiecky, 2008; Xavier-Rousseau *et al.*, unpublished data).

From an initial sample of 250 AFS located in both lowlands and foothills, we selected a sub-sample of 36 cocoa agroforests that presented the greatest contrasts regarding shade management. The criterion used to characterize shade management was botanical composition considering the four most abundant plant species associated with cocoa. All 36 agroforests were farmers' plots managed under an organic certification scheme. Farmers were introduced to the methodology of the investigation which did not require any change in their existing practices.

IV.2.2. Sampling

The area and the shape of each selected cocoa agroforest were mapped using a GPS track function. An estimated center was located visually on the GPS screen. Permanent sampling units of 50 x 20 m were installed at the center and oriented according to the shape of each cocoa agroforest in order to avoid border effects. Each 1000 m² sampling unit was then divided into ten 10 x 10 m subplots that were used to organize the assessments (Figure 1).

IV.2.2.1. Vegetation structure

Cocoa agroforests were divided into three vertical strata that were used to describe their vegetation structure:

The ground cover stratum: from 0 to 2.5 m in height. Here the proportions of ligneous, herbaceous, mosses, ferns and soil litter were visually evaluated on ten 1 m² square units located at the center of each subplot;

The cocoa stratum that was specifically defined as the cocoa tree understory layer: the age, variety and mode of propagation of cocoa trees were noted in interviews with farmers. Cocoa trees were counted. Their basal area at a height of 30 cm from the ground and their total height were measured.

The canopy stratum: all plants 2.5 m in height or over and associated with cocoa trees were identified, counted and their total height and basal area at 130 cm were measured.

The vegetation structure has been described in Deheuvels *et al.* (2011) where the 36 cocoa-based AFS have been clustered into four groups:

Complex and high density canopy AFS, with a low weed proportion and the highest proportion of young tree seedlings on the ground stratum. They showed a medium ranked cocoa tree density but with the tallest cocoa trees of all the clusters. The canopy stratum of these AFS showed the second highest density of plants associated with cocoa, after the High Musa density AFS cluster.

These cocoa agroforests were the most heavily shaded, with almost 93% of shade 1 m above the ground (Table 1). Most of the associated plants (90%) belonged to the lower and medium canopy, between 2.5 and 20 m in height. These relatively small plants were mainly trees (64%) and palm trees (18%), the highest proportion of palm trees being in this cluster. This cluster had a high number of poorly represented associated species.

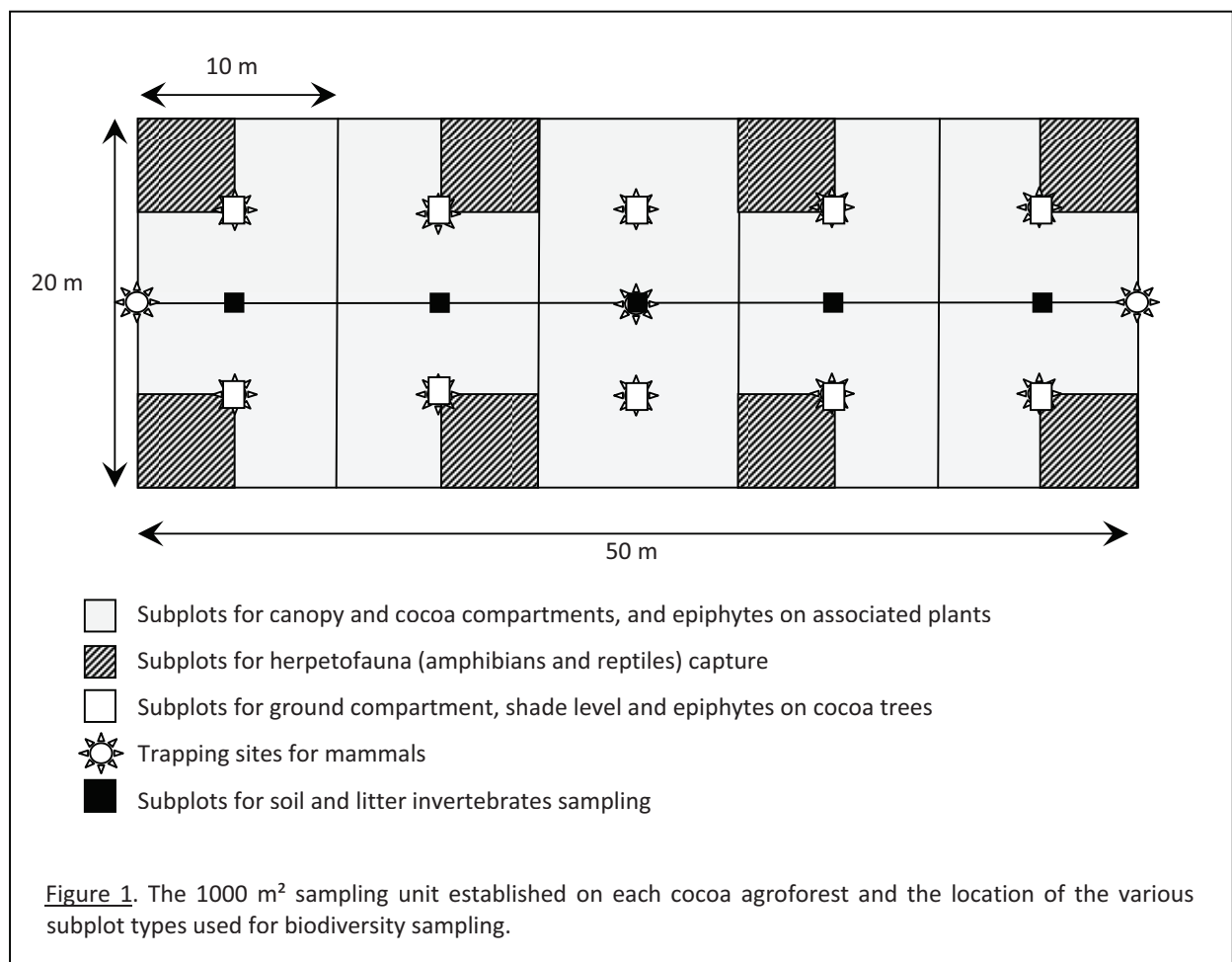
High cocoa density AFS, showing one of the lowest proportions of weeds on their ground stratum and the highest density of cocoa trees (693 trees ha⁻¹). These cocoa trees were shorter than in the complex and high density canopy AFS cluster. The canopy stratum of these AFS had the lowest density (243 plants ha⁻¹) of plants associated with cocoa. These cocoa agroforests were still heavily shaded, with almost 88% of shade 1m above the ground. Most of the associated plants (70%) belonged to the medium and high canopy levels, i.e. 10 m tall or taller. These relatively tall plants were almost all trees (86%). Musa and palm trees were almost absent. This much poorer mix of species among the associated trees showed a few particularly abundant species, such as *Cordia alliodora*.

High Musa density AFS: their ground stratum included almost no tree seedlings, partly because of the poor canopy cover and partly because most of them are flooded at least once a year. Seeds, seedlings and litter are thus regularly washed out to the rivers. Their ground cover had the highest proportion of weeds (50%) of all clusters. Their cocoa stratum had the lowest density of cocoa trees (364 trees ha⁻¹) of all the clusters. The short thin trunked cocoa trees were pruned twice a year and auto shading was much lower than in the other clusters. The canopy stratum had a higher density of associated plants (471 plants ha⁻¹) than in any other cluster and higher than the density of cocoa trees. The majority of the plants (60%) were small sized Musaceae and the canopy stratum had the lowest proportion of trees (33%). Overall shade (72%) was the lowest of all the clusters.

Complex and low density canopy AFS had a ground stratum showing the highest proportion (3.96 %) of tree seedlings together with complex and high density canopy AFS. The high proportion of weeds (32%) was the second highest among the clusters. The cocoa stratum showed the second highest cocoa tree density (543 trees ha⁻¹) of all the clusters. The canopy stratum had the second lowest density of associated plants (294 plants ha⁻¹). However, overall shade was among the highest (88%) of all the clusters and was provided by three well represented layers. The plants associated with cocoa were mainly trees (67%) found essentially in the tall (36%) and the short (45%) plant layers. This canopy stratum showed a more diverse community of associated plants than in high cocoa and high Musa density AFS, and almost equivalent to complex and high density canopy AFS.

IV.2.2.2. Epiphytes and animals

Each 1000 m² sampling unit was then divided into subplots that were used as repetitions for animals, plants and epiphytes samplings (Fig 1).



IV.2.2.3. Soil and litter invertebrates

Soil and litter invertebrates with a total body length superior than 2 mm were sampled between October and November 2008, according to the TSBF methodology (Anderson and Ingram, 1993) modified as follows: five soil and litter monoliths of 25x25x10 cm were extracted every 10 m on the 50 m central line of each 1000 m² sampling unit (Fig. 1). Soil and litter were sampled separately. Invertebrates were hand-sorted on site immediately after sampling. Arthropods were preserved in 70% ethanol while earthworms and Enchytreidae were preserved in formaldehyde 4% for at least one month before transfer to ethanol 70%.

Invertebrates functional groups, as defined by Lavelle *et al.* (2003) were sorted, identified and counted in laboratory.

IV.2.2.4. Amphibians and reptiles

Sampling was done in 2009 following two steps: i) at the end of the “dry” season in May and during the rainy season in July. On each 1000 m² sampling unit, animals were hand captured on 8 subplots of 5m x 5 m, separated by 10 m buffers (Fig.1), following Whitfield *et al.* (2007). On each subplot, a five minutes active search for all reptiles and amphibians was conducted following a zigzag scheme raking the litter. On each season, sampling was done once in the morning, between 07:00 and 11:00 am and once at night, between 07:00 and 11:00 pm. This method allows an acceptable capture rate for those litter species that are usually hidden by day.

Solórzano (2004) and Savage (2002) guidebooks were used for the on-site identification at the specie level, based on morphological traits such as overall size, body shape, skin and scales patterns, legs and tail length, etc. Animals that could not be identified in the field were kept and transferred to laboratory for further identification.

IV.2.2.5. Mammals

Sampling was done by non destructive trapping between March and July 2009. On each 10 x 10m subplot (Fig.1), we selected the cocoa tree that was the closest to the center of the subplot and located one Sherman trap at the foot and one on the jorquette of the cocoa tree, at approximately 1.5 m height. In test forest patches, we used any understory tree found near the center of the subplot. Finally, two small and one big Tomahawk traps were located along the central 50 m line, on the ground, at 25 m distances.

A food attractant was located in each trap and renewed twice a day. All the traps that were located at the ground level were hidden under leaf litter to avoid as much as possible domestic animals interferences.

Each agroforest and forest was sampled during a continuous 144 hours period, with a trap checking every morning and one every evening.

Carillo *et al.* (1999) guidebook was used for the on-site identification at the specie level. Each animal was tagged, sized and weighted, before being released.

IV.2.2.6. Epiphytes on cocoa trees and associated plants

Epiphytes sampling was done following Johansson (1974) but excluding the outer part of the canopy as it was not reachable and because most of the diversity is found between the base of the trunk and the inner canopy of the hosting tree. Vascular plants (Orchids, Bromeliads, Cactaceas, Pteridophytes, Araceas, etc.) were identified at the specie or morpho-specie level. Morpho-species clearly distinguishable were considered as species as long as they were not found in the literature or were sterile. Non vascular plants were identified at least at the family level, except for saprophyte fungi and lichens that were identified at the class level. We followed three protocols:

i) For epiphytes on cocoa trees: we selected the cocoa tree that was the closest to the center of the subplot and we did an exhaustive sampling of that cocoa tree.

ii) For associated plants in coco agroforests: we sampled all plants taller than 2.5 m. The sampling was exhaustive up to 2.5 m and then was done on sight and with binoculars.

iii) For forest patches: we sampled one tree taller than 2.5 m per subplot. The sampling was exhaustive up to 2.5 m and then was done on sight and with binoculars.

In all cases, one individual of each new specimen was collected to be included in herbarium for further identification in laboratory.

IV.2.3. Analytical methods

Global taxonomic richness is affected by variations in three components: within community, or Alpha, diversity; between communities, or Beta, diversity; and between regions, or gamma, diversity. Gamma diversity is a measure of the overall diversity within a large region or geographic-scale species diversity (Hunter and Gibbs, 2007).

IV.2.3.1. Alpha-diversity

We described the alpha-diversity in each cocoa agro-forest cluster and in the forest patches cluster by the species richness (S) as the total number of species in a given cluster, the average species richness (S'): as the average number of species of a plot in given cluster, and finally the Fisher's alpha diversity index (α) which is a non-parametric estimates of diversity that assumes that the abundance of species follows a log series distribution and relies on a dominance function (Fisher *et al.*, 1943) where $S = \alpha * \ln(1 + n/\alpha)$. We used that index to correct the sample size effect in the case of epiphytes and invertebrates. The low rate of capture obtained for reptiles, amphibians and mammals did not allow us to use it for these taxa.

Comparisons between cocoa-based agro-forest clusters were made according to S' and α , for each one of the seven taxa, using ANOVA under the theory of general linear models. Variables were log transformed when necessary to respect the assumption of homoscedasticity. Mean comparisons of and assignment to clusters were made using the Least Significant Differences (LSD) test at $p < 0.01$, using the SPSS software (2010).

IV.2.3.2. Beta-diversity

The concept of β -diversity allows us to compare diversity between our cultivated ecosystems. It is usually measured as the amount of species change between the ecosystems (Hunter and Gibbs, 2007).

We used the Sørensen's similarity coefficient for comparing the similarity of two samples. Sørensen's original formula was intended to be applied to presence/absence data, and is

$$QS = 2C / (A + B)$$

where A and B are the number of species in samples A and B, respectively, and C is the number of species shared by the two samples.

Figure 1 illustrates how we could represent patterns of similarity between cocoa-based AFS clusters and forest test cluster for each taxon.

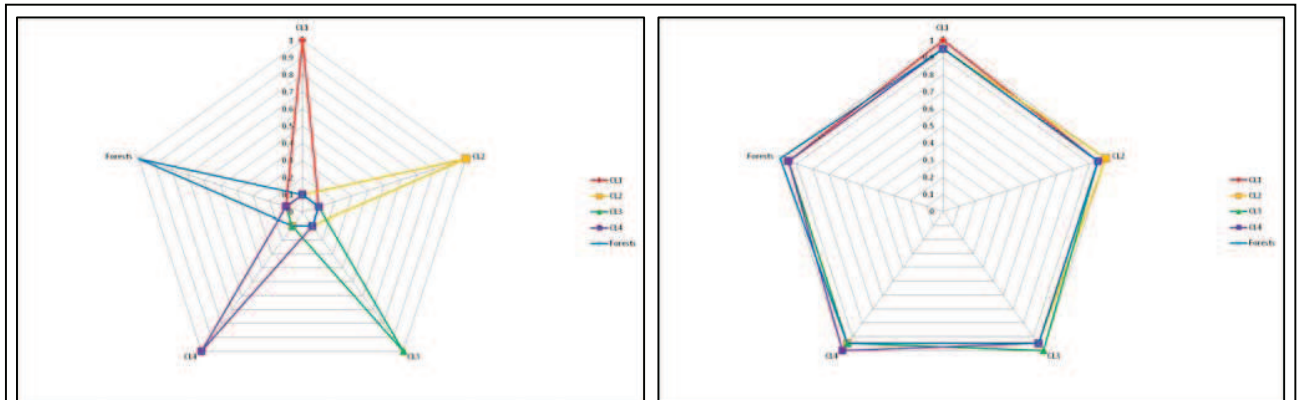


Figure 1. Beta-diversity through Sørensen's similarity coefficients calculated between 5 clusters based on vegetation structure for a given phylum: four cocoa-based AFS clusters and one forest cluster used as test. Two extreme situations are presented here to illustrate our approach where very low (a) to very high (b) similarities can be found between clusters.

IV.2.3.3. Gamma-diversity

The diversity within a particular area or ecosystem; usually expressed by the number of species (i.e., species richness) in that ecosystem (Hunter and Gibbs, 2007).

The gamma diversity for Talamanca region was described for each one of the 7 taxa and for terrestrial plants by two standard indexes (Legendre and Legendre, 1998)/ Shannon-Wiener

$$\text{index } (H') = \sum_{i=0}^n p_i \cdot \ln p_i, \text{ and Simpson index } (D) = \sum_{i=0}^n p_i^2$$

IV.3. Results

IV.3.1. Alpha-diversity in cocoa agroforests and forest patches

Fisher's alpha diversity index did not significantly differ between clusters (Table 1).

The average richness was not significantly different for Reptiles, Mammals, soil and litter Invertebrates, and epiphytes growing on plants associated to cacao (Table 1).

The average species richness of amphibians (Table 1) differed for the high Musa density agro-forests cluster (CL3) where it was lower (1 specie) than in the other 3 clusters (3 species in average).

The average richness of epiphytes found on cocoa trees (Table 1) was higher in the complex and low density canopy agro-forests cluster ($S'_{CL4}= 19$; $F=3.42$ and $P = 0.017$) than in the high cocoa density agro-forests cluster ($S'_{CL2}= 15$), and finally than the complex and high density canopy agro-forest cluster ($S'_{CL1}= 14$) and the high Musa density agro-forests cluster ($S'_{CL3}= 13$).

The low number of animals and species captured in the case of amphibians ($S = 20$ species; $N= 437$ individuals), reptiles ($S = 25$ species; $N= 406$ individuals) and mammals ($S = 10$ species; $N= 95$ individuals) did not allow us to calculate the values of the Fisher's alpha diversity index for these taxa.

For all taxa, the total (S) and the average (S') number of species found in forest patches (Table 2) were always comparable to the total (S) and the average (S') number of species found in each cluster.

alpha-diversity in forest patches	Number of forest patches	Total richness (S)	Mean richness (S')	Standard error for (S')
Epiphytes	8	25	13	0.8
Amphibians	8	11	4	0.7
Reptiles	8	10	3	0.7
Mammals	8	5	1	0.3
Soil invertebrates	3	30	24	1.0
Litter invertebrates	3	26	17	0.9

Table 2. Taxa overall and mean richness for 6 taxa in forest patches used as a test and selected in the Bribri indigenous reserve of Talamanca, Costa Rica.

Codes	CL1	CL2	CL3	CL4	Overall	F Value (Df = 3 and 32)	P-value	Probability distribution
Vegetation structure patterns	Complex and high density canopy AFS (6)	High cocoa density AFS (11)	High density AFS (10)	Musa low density canopy AFS (9)	Complex and density AFS (36)			
Epiphytes on cocoa trees								
Total species richness (S)	33	45	45	54	64	-	-	-
Average species richness (S')	14 ^a	15 ^{ab}	13 ^a	19 ^b	15	3.4166	0.0165	Log Poisson
Fisher Alpha diversity index	2,94 ^a	3,28 ^a	2,92 ^a	4,37 ^a	3,40	0.4600	0.7103	
Epiphytes on associated plants								
Total species richness (S)	38	41	36	38	42	-	-	-
Average species richness (S')	16 ^a	13 ^a	14 ^a	15 ^a	14	0.5464	0.6541	Negative
Fisher Alpha diversity index	3,85 ^a	3,14 ^a	4,00 ^a	3,92 ^a	3,69	0.8146	0.4953	Binomial
Amphibians								
Total species richness (S)	9	10	7	9	20	-	-	-
Average species richness (S')	3 ^a	3 ^a	1 ^b	3 ^a	2	41.044	<0.0001	Log Poisson
Reptiles								
Total species richness (S)	11	15	14	12	25	-	-	-
Average species richness (S')	4 ^a	4 ^a	5 ^a	3 ^a	4	0.7799	0.5050	Log Poisson
Mammals								
Total species richness (S)	5	7	6	8	10	-	-	-
Average species richness (S')	1 ^a	2 ^a	1 ^a	2 ^a	2	0.7165	0.542	Log Poisson
Soil invertebrates								
Total morpho-types richness (S)	30	29	30	30	32	-	-	-
Mean morpho-types richness (S')	22 ^a	20 ^a	21 ^a	21 ^a	21	0.3211	0.8100	Negative
Fisher Alpha diversity index	4,90 ^a	4,86 ^a	4,73 ^a	5,03 ^a	4,87	0.2106	0.8883	Binomial
Litter invertebrates								
Total morpho-types richness (S)	26	27	26	25	28	-	-	-
Mean morpho-types richness (S')	15 ^a	15 ^a	14 ^a	14 ^a	15	0.1187	0.9492	Log Poisson
Fisher Alpha diversity index	6,11 ^a	5,96 ^a	5,34 ^a	4,30 ^a	5,40	0.4600	0.7103	

Table 1. ANOVA conducted under the generalized linear model theory on the average species richness (S') per cocoa agro-forest for 7 taxa and Fisher's alpha diversity index (α') for 4 taxa, for comparison between 4 vegetation structure patterns. The vegetation patterns were obtained by cluster analysis of the 7 leading factorial coordinates calculated by Multiple Correspondence Analyses. The first 7 dimensions on a total of 20 explained 64% of the variation. Values in the same line with the same letters are not significantly different [LSD test at $p < 0.01$]

IV.3.2. Beta-diversity on a vegetation structural gradient

Sørensen's similarity coefficients (Q_s) were calculated for species composition between five groups: four cocoa-based AFS clusters based on vegetation structure and one forest cluster used as test. Results are presented in Figure 2. We found that forest patches have a particularly low similarity with cocoa agro-forest clusters for terrestrial plants species (a), epiphytes found on cocoa trees (e) and epiphytes found on associated plants (f). For these three taxa, forest species composition differs strongly from that of cocoa based agro-forests.

For plant species (a), cocoa agro-forests clusters 2 and 4 show the highest similarity ($Q_s=0.47$) and clusters 1 and 2 showed the lowest similarity ($Q_s=0.28$) in species composition.

For epiphytes found on cocoa trees (e), cocoa agro-forests clusters 2, 3 and 4 show a high similarity ($Q_s=0.80$ and 0.81) and similarities in species composition where the lowest between cluster 1 and 2 ($Q_s=0.69$) and between clusters 1 and 4 ($Q_s=0.69$).

For epiphytes found on associated plants (f), we found a very high similarity between cocoa agro-forests clusters. Clusters 1, 2 and 4 showed the highest similarity ($Q_s=0.92$ and 0.96). Clusters 1 and 3 showed the lowest similarity in species composition ($Q_s=0.86$).

For small mammals (b), the lowest similarity was found between cocoa agro-forests cluster 1 and forest cluster ($Q_s=0.40$). The same similarity index was found between cluster 1 and 4, and cluster 4 and forest cluster ($Q_s=0.62$). Finally, the highest similarity indexes were found between clusters 1 and 2 ($Q_s=0.83$) and clusters 2 and 3 ($Q_s=0.92$).

For reptiles (c), the lowest similarity was found between cocoa agro-forests clusters 1 and 3 ($Q_s=0.48$). Then cocoa agro-forest clusters 1, 3 and 4 showed a low similarity with the forest cluster (Q_s ranging from 0.55 to 0.58). The cocoa agro-forest cluster 2 was less similar to cluster 1 ($Q_s=0.62$) than to forest cluster (0.64). Finally, the highest similarity index was found between clusters 2 and 3 ($Q_s=0.69$).

For amphibians (d), the lowest similarity was found between cocoa agro-forests clusters 3 and the forest cluster ($Q_s=0.33$). The similarity between the cocoa agro-forest clusters 3 and 4 was in the same range ($Q_s=0.38$). In all other combinations except between clusters 2 and 4, the similarity index was always lower when comparing species composition of cocoa-agroforest clusters between themselves than with the forest cluster. The highest similarity index was found between clusters 2 and 4 ($Q_s=0.63$).

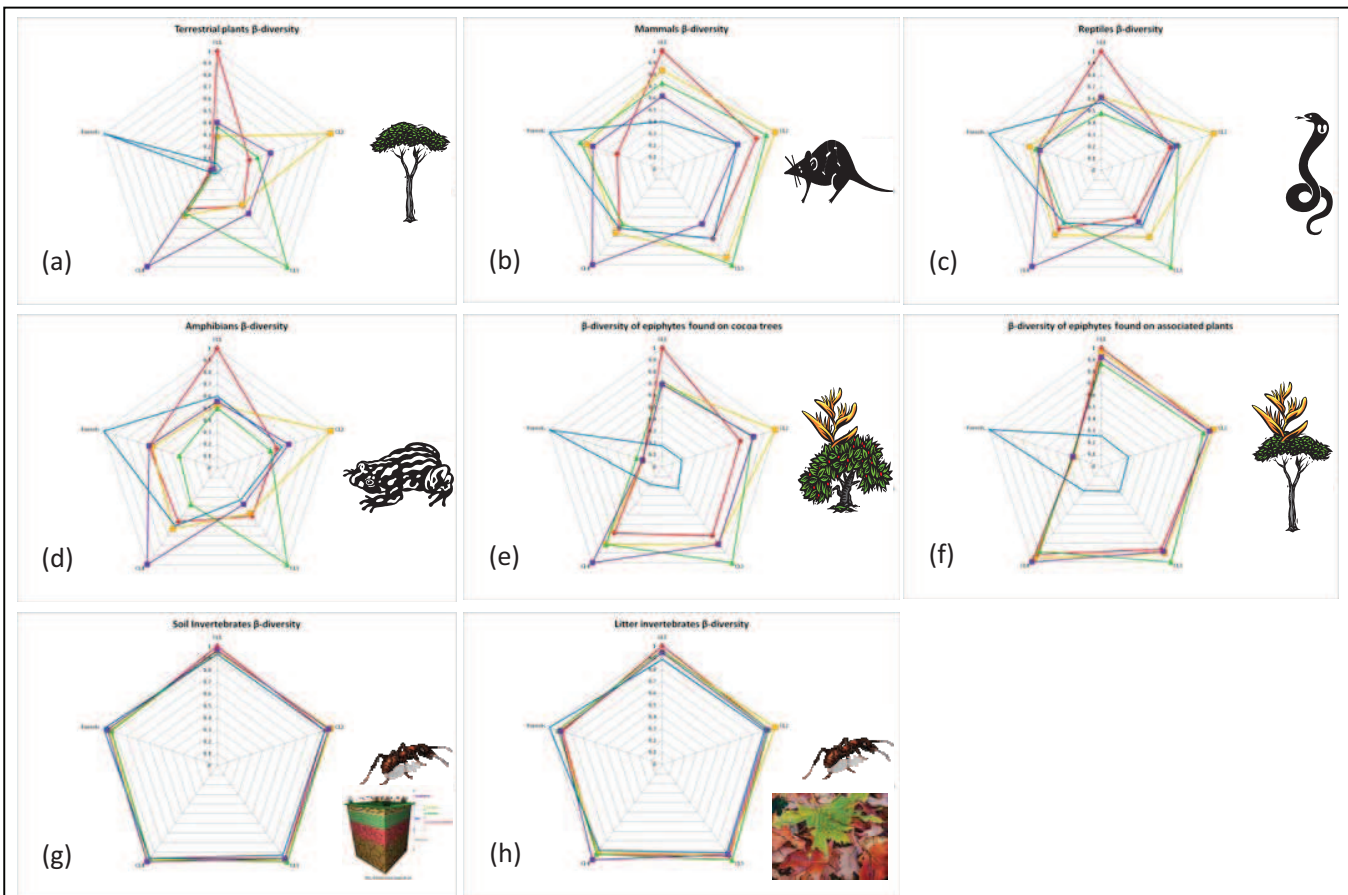


Figure 2. Sørensen's similarity coefficients calculated between four cocoa-based AFS clusters based on vegetation structure and one forest cluster used as test. Results are shown for associated plants >2.5 m height (a), small mammals (b), reptiles (c), amphibians (d), epiphytes found on cocoa trees (e), epiphytes found on associated plants (f), soil invertebrates (g) and litter invertebrates (h).

For soil (g) and litter invertebrates (h), similarity coefficients were always high (Qs ranging from 0.88 to 0.98). For soil invertebrates (g), the highest similarity index was found between clusters 2 and 3 (Qs=0.98) and the lowest one was found between cluster 1 and forest cluster as well as for cluster 3 and forest cluster (Qs=0.93). For litter invertebrates (h), the highest similarity index was found between clusters 1 and 3 (Qs=0.96) and the lowest one was found between cluster 1 and forest cluster (Qs=0.88).

IV.3.3. Overall Gamma-diversity in cocoa agroforests and forest patches

The values of Shannon-Wiener (H') and Simpson's (D) diversity indexes for 8 taxa are shown in table 1, both in the cocoa agroforests and in the test forest patches.

	Cocoa agroforests		Forest patches	
	(H')	(D)	(H')	(D)
Terrestrial plants	2.82	0.15	4.38	0.04
Epiphytes on cocoa trees	1.90	0.31	-	-
Epiphytes on associated plants	1.97	0.31	1.73	0.32
Soil invertebrates	2.44	0.13	2.56	0.11
Litter invertebrates	1.99	0.30	1.49	0.36
Reptiles	1.94	0.25	1.51	0.32
Amphibians	1.59	0.32	1.69	0.27
Mammals	1.94	0.17	1.28	0.37

Table 1. Gamma diversity: Shannon's (H') and Simpson (D) diversity index found for 8 taxa sampled in cocoa agroforests and in forests patches used as test plots.

At the regional scale, Talamanca's agro-forests show a lower diversity (H' cocoa = 0.64 H' forest) and a lower evenness (D cocoa = 3.75 D forest) than in forest patches.

The epiphytes are more diverse on cocoa trees (H' =1.90) and associated terrestrial plants (H' =1.97) but show the same evenness (D =0.31) than in forest patches (H' =1.73 and D =0.32)

The soil invertebrates showed a slightly lower diversity (H' =2.44) and evenness (D =0.13) in the cocoa agro-forests than in forest patches (H' =2.56 and D =0.11)

The litter invertebrates showed a higher diversity (H' =1.99) and evenness (D =0.30) in the cocoa agro-forests than in forest patches (H' =1.49 and D =0.36)

The reptiles showed a higher diversity (H' =1.94) and evenness (D =0.25) in the cocoa agro-forests than in forest patches (H' =1.51 and D =0.32)

The amphibians showed a lower diversity (H' =1.59) and evenness (D =0.32) in the cocoa agro-forests than in forest patches (H' =1.69 and D =0.27)

Finally, the mammals showed a higher diversity (H' =1.94) and evenness (D =0.17) in the cocoa agro-forests than in forest patches (H' =1.28 and D =0.37)

IV.4. Discussion

IV.4.1. Alpha-diversity and the plot scale

Alpha diversity is certainly the most studied aspect of diversity in cocoa-based agro-forestry systems. A number of studies have shown marked differences in species diversity between different cocoa-based agro-forest clusters and also between cocoa agro-forests and forest patches. Suatunce *et al.* (2003) showed that cocoa-based AFS in Talamanca strongly differed in plant species richness and abundance but were always at lower levels than forest patches. Oke and Odebiyi (2007) found that cocoa agroforests in Nigeria are less diverse and less dense than natural forest patches but are enriched with exotic and indigenous fruit tree species. The variability of the diversity in the vertical vegetation structure in the cacao-based agro-forests is usually the factor explaining the differences observed in vegetal but also in animal richness (Suatunce *et al.*, 2004) and a positive correlation between the vertical structures complexity of the different cocoa-based agroforest clusters and the taxa richness is often established. Finally, the cluster with the highest diversity being always identified as the forest cluster, it is supposed to be the more complex in terms of vegetation vertical structure. Our results are consistent with these data regarding vegetation structure. Deheuvels *et al.* (2011) found strong differences in vertical structure between our four cocoa-based agro-forest clusters. The diversity level we found for plant species is also much higher in the forest cluster.

In addition, most of the studies conducted on biodiversity in cocoa-based agro-forest in Talamanca and around the world show a positive correlation between vegetation structure diversity and wild animal or other plant taxa diversity. Wilsey and Temple (2011) compared vegetation and avian species richness across 3 cocoa-based agro-forestry systems and showed that the diversity of the understory vegetation has a strong impact on related bird species.

Bisseleua (2009) showed that ant species richness found in 17 traditional cocoa forest gardens in Cameroon was significantly higher in floristically and structurally diverse, low-intensity, old cocoa systems than in intensive young systems., and that ant species richness was significantly related to tree species richness and density. Da Silva Moço *et al.* (2008) and Moço *et al.* (2010) found that the density and richness of total soil and litter invertebrates varied distinctly according to sites, and in particular that fauna richness was higher in cocoa-based agro-forestry systems where the leaf litter was more abundant, suggesting that vegetation structure responsible for the development of a litter layer was a key factor to explain the variations observed in soil invertebrates populations. Finally, Vaughan *et al.* (2007) study demonstrates the importance of plant diversity in cacao agro-forest to offer appropriate habitats as well as in providing resources for sloth conservation in Costa Rica.

However, we did not find the expected positive correlation between vegetation structure alpha-diversity and other taxa diversity. Fisher's alpha diversity index did not significantly differ between our cocoa-based agro-forests clusters and the alpha-diversity of only two taxa responded to vegetation structure variability. The results found by Heinen (1992) comparing the leaf litter herpetofauna in abandoned cacao plantations and primary rainforests in Costa Rica, or by Guiracocha *et al.* (2001) for mammals in Talamanca are consistent with our results. These authors found that the diversity of trees and animals present in cacao and banana (*Musa* sp) agro-forestry systems, and natural forests differed for trees but not for animals. The AFS had fewer tree species, lower tree densities and fewer primary forest species than the forest (Guiracocha *et al.*, 2001).

Amphibians showed an average richness significantly different in the high *Musa* density AFS cluster (CL3). This cocoa agro-forest cluster is the less shaded and has the lower plant diversity. This situation at the plot level is coupled with landscape factors: most of the plots in cluster 3 are located Talamanca floodplain where no forest patches connect to the cocoa agro-forests and where the leaf litter is washed away once a year when floods occur. Both plot and landscape level factors may explain this result.

The average richness of epiphytes found on cocoa trees was higher in the complex and low density canopy agro-forests cluster (CL4) than in the high cocoa density agro-forests cluster (CL2), and finally than both the complex and high density canopy agro-forest cluster (CL1) and the high *Musa* density agro-forests cluster (CL3). This result follows the pattern of increasing distance from forest patches of these clusters. We can assume that epiphytes richness depends on the proximity of diversity sources such as forest patches. Finally, the observation that for all taxa, total and average richness in cocoa-based agro-forests clusters do not seem to differ from forest cluster is consistent with the results obtained by Ariyanti *et al.* (2008) who showed that bryophyte assemblages of cacao agro-forests were as rich as in natural forest.

Cocoa-based agro-forest in Talamanca are characterized by a common pool of 3 to 4 very abundant species that are *Cordia alliodora*, *Bactris gasipaes*, *Musa* sp. and *Inga* sp. These four species and their relative distribution in Talamanca's cocoa agro-forest have been described in a number of papers (Somarriba and Harvey, 2003). The indexes used in studies conducted in this region on plant alpha diversity in cocoa-based agro-forests reflect either the variations in abundance between these four species or the strong changes in poorly represented species. Poorly represented species represent 96% of all the plant species found in these cultivated ecosystems. Most of the studies conducted on botanical composition and alpha-diversity evidence a higher diversity in forests than in cocoa agro-forest, but we do not know which part of the diversity is shared by both systems.

As Harvey *et al.* (2006) and Harvey and Gonzalez (2007) suggested potential taxon-specific responses to different land uses for bat and birds in Talamanca, we assume that the animal assemblages in our agro-forest clusters differ from those in forests. Therefore the need for an approach of the Beta-diversity to compare cocoa agro-forest and forest clusters.

IV.4.2. Beta-diversity on a gradient of vegetation structure

Our results show that for terrestrial plants species, epiphytes found on cocoa trees and epiphytes found on associated plants, forest species composition differs strongly from that of cocoa based agro-forests. This other way to look at diversity gives another light to our first conclusions relying on alpha-diversity. First, plant species composition in cocoa-agro-forests differs strongly from nearby forest patches. This indicates that agro-forest may mimic the structure of tropical forests but not the botanical diversity. Cocoa-based agro-forests and forest patches in our sample only share 11 species among the 108 species found in our 36 cocoa-based agro-forests and the 241 species found in 34 forest patches.

Second, the average alpha diversity of epiphytes found on cocoa trees ($S'=15$) and on associated plants ($S'=14$) in cocoa agro-forests does not differ strongly from what we found in forest patches ($S'=13\pm 0.8$), suggesting a similarity between these two clusters. However, Sorensen similarity indexes calculated between these clusters show a strong difference in species composition between forest and all cocoa agro-forests. Cocoa agro-forest cluster significantly differ in epiphyte richness but remain far from the botanical composition that is found on trees in forest patches.

Third, our four cocoa agro-forest clusters could be classified for all taxa but soil and litter invertebrates, regarding similarities in terms of species composition. We thus demonstrate that in spite of a no-difference conclusion regarding these taxa at the alpha-diversity level, we can evidence differences in species composition examining their beta-diversity.

This result is comparable to Sporn *et al* (2009) who found that Bryophyte species richness in Indonesia did not differ between habitat types but species composition changed markedly from natural forest to cacao-based agro-forests. We assume that Beta diversity should always be considered when trying to make comparisons between different land uses.

IV.4.3. Gamma diversity and the regional scale

At the regional scale, vegetation in the cocoa agro-forest clusters includes less species than in forest patches and some of these species are heavily represented, which does not occur in forest patches. This reflects farmers' strategies for the management of this cultivated ecosystem. Some plant species such as *Cordia alliodora* are born from natural regeneration and conserved by the farmers. Other plant species are deliberately planted because they provide Agroforestry Tree Products (Oke and Adebiyi, 2007). Finally, invasive plants are slashed every 3 to 6 months when cleaning the plot.

The amphibian species and the soil invertebrates' morpho-types were more diverse and evenly distributed in forests than in the cocoa agro-forests. The case of amphibians can be explained by the lack of forest proximity in most of the cocoa-based agroforests of our sample.

These animals are extremely sensitive to micro-climate changes and may disappear when local condition change, which is susceptible to occur in ecosystem managed by humans. The regular pruning and thinning applied in more than 50% of the cocoa agro-forests that we selected can also explain that the permanence of a heavy shaded and high humidity micro-climate is no guaranteed for this taxon.

On the other hand, the mammal and reptile species, the epiphyte morpho-species and the litter invertebrate morpho-types were more diverse and evenly distributed in the cocoa-based agro-forests than in the forest patches. Mammals and reptiles species are particularly mobile. They usually transit through the cocoa orchards where they can be captured. Cassano *et al.* (2011) showed that biologically rich cacao agro-forests immersed in a landscape still largely composed of native forests, as it is the case in Bahia (Brazil), can provide habitat for the maned sloth (*Bradypus torquatus*). They find an easy access to fruits, insects and preys in the cocoa agro-forests where the botanical composition includes a higher proportion of fruit trees than in the forest patches. In addition, the heavy leaf litter found in 75% of our cocoa agro-forests offers an excellent habitat for litter invertebrates and consequently a source of diet for reptiles and small mammals.

IV.5. Conclusion

Researchers in conservation biology seek to promote less intensive agriculture such as multistrata agro-forestry systems that provide farmers with income while protecting biodiversity (Dahlquist *et al.*, 2007 ; McNeely and Scherr 2003; Schroth *et al.* 2004). Cacao agro-forestry systems demonstrate great potential to fulfil these goals due to their ability to maintain biodiversity amidst the increasing international demand for cocoa beans and chocolate-based products (Rice and Greenberg, 2000). Multistrata cacao agro-forestry systems that include timber, fruit, and native forest species contribute to biodiversity conservation by providing habitat for species, enhancing landscape connectivity, and reducing edge effects between forest and agricultural land (Johns 1999; Guiracocha *et al.* 2001; Reitsma *et al.* 2001; Harvey *et al.* 2006). We follow Gering *et al.* (2003) to advocate the use of diversity partitioning because it complements existing models in conservation biology and provides a unique approach to understanding species diversity across spatial scales.

CHAPITRE V. Compromis et synergies entre productivité et biodiversité sur un gradient d'intensité de gestion

V.1. Les limites à la construction d'un gradient : comment définir la complexité du système par la structure verticale de la végétation et l'intensité de gestion ?

Le concept d'intensification écologique est de plus en plus fréquemment illustré par le cas des systèmes agroforestiers tropicaux dont les potentiels productif (Malézieux *et al.*, 2009), de conservation de la biodiversité (Schroth *et al.*, 2004 ; Tschardtke *et al.*, 2011) et de résilience (Power, 2010) attirent l'attention de la communauté des agro-écologues. Ces systèmes agroforestiers sont la conséquence de l'ajout d'arbres dans un écosystème cultivé ou bien de l'ajout de cultures dans un écosystème forestier (Bentley *et al.*, 2004 ; Torquebiau, 2007 ; Bisseleua and Vidal, 2008). Parmi ces systèmes, les agroforêts sont ceux dont « *la composante arborée est multi-étagée, dense, diversifiée et donne à la parcelle une physionomie typiquement forestière* » (Torquebiau, 2007). De nombreux auteurs ont récemment débattu de cette capacité des agroforêts à mimer la forêt naturelle, autant sur le plan fonctionnel que structurel (Schroth *et al.*, 2004 ; Malézieux, 2011 ; Tschardtke *et al.*, 2011). La très grande majorité des études portant sur le rôle des agroforêts à base de cacaoyers dans la conservation de la biodiversité, repose sur la création d'un gradient construit à partir de la caractérisation de la diversité botanique et de la structure de la végétation (Mc Elhinny *et al.*, 2005) d'une gamme d'écosystèmes. Ce gradient se résume le plus souvent à deux situations extrêmes servant de témoins et encadrant la situation d'agroforêt étudiée (Harvey *et al.*, 2005, 2006a, 2006b, 2007 and 2008). Il s'agit en général d'une monoculture intensive et d'un écosystème forestier non cultivé. De tels gradients se réfèrent implicitement à une intensité décroissante de gestion des écosystèmes choisis. Cette intensité de gestion est traduite par une représentation de la diversité botanique et de la structure verticale des écosystèmes concernés qui va en se complexifiant (Figure 1).

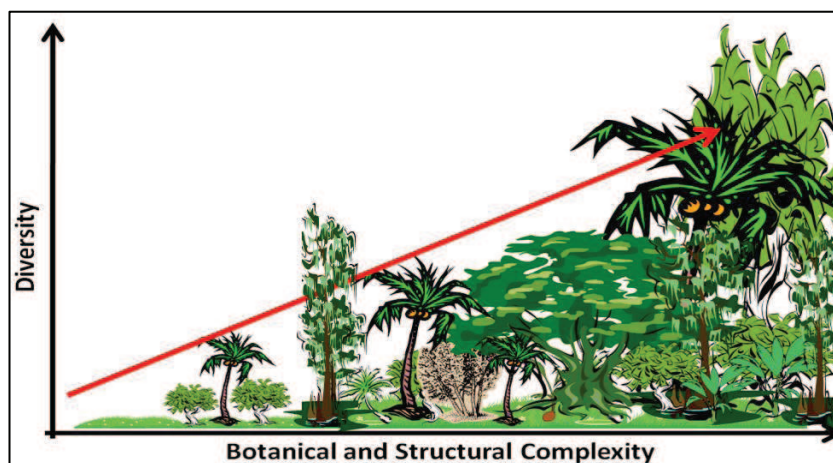


Figure 1. Hypothèse d'augmentation de la complexité de structure des systèmes agroforestiers avec la diversité d'espèces végétales présentes dans le système. D'après Arevalo (2010).

Un petit nombre d'études s'attache à détailler ce gradient au niveau des agroforêts étudiées (Rice and Greenberg, 2000 ; Bisseleua *et al.*, 2009 ; Correia *et al.*, 2010 ; Deheuvels *et al.*, 2011 ; Kessler *et al.*, 2011 ; Tschardt *et al.*, 2011). Ces études restent néanmoins limitées à deux systèmes agroforestiers au maximum, dont l'agroforêt est assimilée à un système « abandonné » ou « rustique » (Rice and Greenberg, 2000), et donc implicitement improductif et non intensif.

La réalité montre que ces agroforêts sont non seulement loin d'être abandonnées mais qu'elles présentent une diversité de structure et des niveaux de productivité que nous avons voulu caractériser. Le gradient sur lequel repose notre étude a été construit de manière similaire aux travaux mentionnés ci-dessus, à partir d'une caractérisation de la diversité botanique et de la structure verticale de la strate arborée des 36 parcelles agroforestières de notre réseau. Il est à notre connaissance l'un des rares travaux à différencier des structures au sein d'une gamme d'agroforêts à base de cacaoyers.

La seule typologie de systèmes agroforestiers à base de cacaoyers permettant de mettre en évidence plus de deux types, a été proposée par Somarriba and Harvey (2003) dans la région de Talamanca. Cette typologie est construite sur les combinaisons de 3 espèces dominantes (*Musa sp.*, *Inga sp.* et *Cordia alliodora*), que nous retrouvons dans notre échantillon (Figure 2), avec deux catégories de plantes associées : les arbres fruitiers et les grands ligneux issus de la défriche forestière initiale. Les variables et l'analyse ayant abouti à ces combinaisons d'espèces et de groupes et à leur répartition en 3 strates ne sont cependant pas décrites.

Notre échantillon de 36 agroforêts nous montre qu'il existe un pool d'espèces trois fois plus important constituant la base botanique de ces agroforêts. Cette base botanique varie considérablement d'une agroforêt à l'autre, dans les proportions avec lesquelles chacune de ces 9 espèces est représentée. Les proportions des deux espèces les plus abondantes (*Musa sp.* et *Cordia alliodora*) peuvent par exemple présenter des variations respectives d'un facteur 5,0 et 3,5. Et finalement, le pool des espèces moins représentées varie considérablement en nombre et en qualité (Figure 2 et Tableau 1).

La représentation graphique des 6 groupes proposés par Somarriba and Harvey (2003) nous donne un aperçu des variations de densité de chaque espèce ou catégorie, et des différents niveaux d'encombrement des 3 strates mentionnées. Cette description s'appuie sur un savoir expert et non sur une analyse issue de mesures de terrain conduites de manière systématique. Enfin, les auteurs nous fournissent des éléments de contexte paysager servant à interpréter les formations végétales observées, principalement vis-à-vis de la présence/absence de fragments forestiers proches pouvant être sources de semences et de biodiversité animale. Cette tentative d'intégrer des informations concernant l'environnement biophysique de la parcelle d'agroforêt nous a paru intéressante et nécessaire. Elle rejoint le concept de situation de production développé par Breman and de Wit (1983) et repris par Savary *et al.* (2006), et défini comme « le contexte physique, biologique, technique, social et économique dans lequel la production agricole est mise en œuvre ».

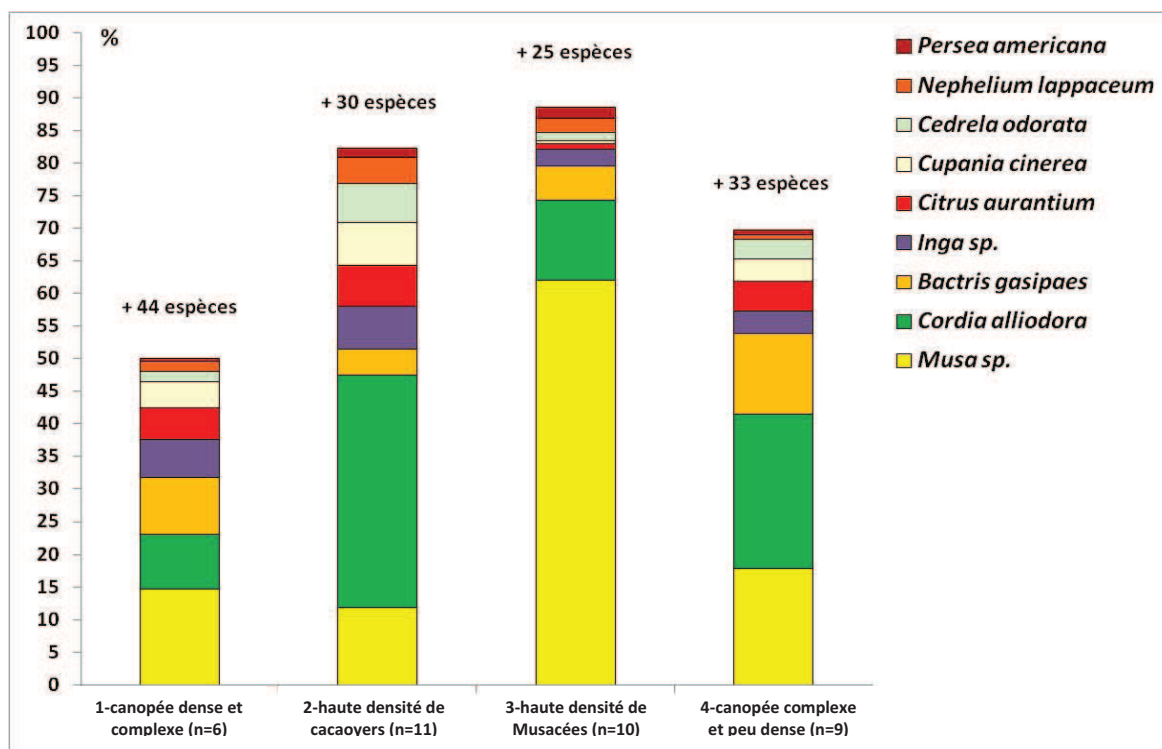


Figure 2. Distribution des abondances relatives des 9 espèces végétales communes à toutes les cacaoyères de notre réseau expérimental de 36 SAF cacao, pour chacun des 4 groupes issus de notre typologie. Pour chaque groupe est indiqué le nombre d'espèces trouvées en plus des 9 espèces communes mentionnées dont seulement deux espèces (*Inga sp.* et *Cordia alliodora*) ont également été rencontrées dans notre témoin forêt (34 parcelles) avec des abondances relatives de respectivement 1,03%, et 0,11%.

Nous avons, par manque de moyens, choisi de nous limiter aux aspects physiques, biologiques et techniques du concept. Ce concept nous permet de mieux interpréter les résultats obtenus à l'échelle de la parcelle et concernant la productivité de la culture principale et les niveaux de biodiversité mesurés. Nos 4 groupes d'agroforêts à base de cacaoyers ont donc été constitués sur la base d'un ensemble de variables structurelles et d'indicateurs de diversité botanique (Tableau 1 et Chap. III). Nous avons ensuite utilisé les informations réunies par enquête et les mesures de terrain des paramètres biophysiques pour apporter des éléments d'interprétation à ces formations végétales conduites par les producteurs de cacao de notre zone d'étude. L'ensemble de ces informations est résumé dans le Tableau 1 dans une première ébauche descriptive de la situation de production de chacun des quatre groupes d'agroforêts.

Les différences de niveau d'ombrage ne sont pas suffisantes pour nous permettre d'utiliser ce seul critère comme indicateur de niveau de complexité et d'intensité de gestion, comme l'ont fait Perfecto et Vandermeer (2008) dans des systèmes agroforestiers à base de caféiers. En suivant l'hypothèse illustrée par la Figure 1, nous pouvons classer nos 4 groupes selon les critères de la plus grande diversité d'espèces associées. Le gradient de complexité décroissante proposé serait alors : 1 > 4 > 2 > 3.

Si l'on compare nos structures à celle de la forêt tropicale humide dont l'absence de sous-bois est une caractéristique forte, et que nous la considérons comme la référence la plus complexe, nous obtenons le gradient de complexité décroissante suivant : $2 > 4 > 1 > 3$. Dans les deux cas, nos constantes sont les groupes 3 (le moins complexe et le plus éloigné d'une structure forestière) et 4.

Les groupes 1 et 2 se retrouvent intervertis car le groupe 1 possède une strate de sous-bois beaucoup plus importante que le groupe 2. Cet exemple illustre la difficulté de définir des niveaux de complexité dans des écosystèmes cultivés qui soient en cohérence avec un témoin sauvage.

Enfin, la disposition relative d'individus dans le plan d'une parcelle et la description de leurs relations de voisinage selon les espèces rencontrées, ont été étudiées dans le cas de parcelles de sylviculture (Illian *et al.*, 2008 ; Ngo Bieng *et al.*, 2006 ; Ngo Bieng *et al.*, 2011). La prise en compte de cette dimension horizontale s'avère particulièrement intéressante dans le cas des agroforêts tropicales dont les caractéristiques et le fonctionnement sont très mal connus (Malézieux *et al.*, 2009 ; Nair, 2011). Notre approche de la structure de la végétation des agroforêts se limite à leur dimension verticale car nous n'avons pu mettre en œuvre celle de la dimension horizontale dans le temps de la thèse. Cette dimension verticale permet cependant d'appréhender la complexité de ces systèmes par deux indicateurs : leur niveau d'organisation multi-strates et leur diversité botanique (Torquebiau, 2007). A notre connaissance, les travaux portant sur la dimension horizontale des agroforêts à base de cacaoyers sont rares (Johns, 1999). Cette disposition horizontale est cependant un élément important pour la compréhension des mécanismes de structuration des communautés en écologie (Gidoïn *et al.*, 2010; Vandermeer *et al.*, 2008 ; Wiegand *et al.*, 2007). La compréhension de la structuration horizontale des agroforêts à base de cacaoyers comme facteur clef de la complémentarité inter-espèces, de la biodiversité et du fonctionnement de l'écosystème cultivé (Mokany *et al.*, 2008 ; Perfecto and Vandermeer, 2008 ; Murrell, 2010 ; Pringle *et al.*, 2010) fait l'objet d'une publication soumise hors thèse (Ngo Bieng *et al.*, 2011) et d'une publication en cours de rédaction.



Typologie	Groupe 1			Groupe 2			Groupe 3			Groupe 4		
Descripteurs	SAF à canopée dense et complexe (n=6)			SAF à haute densité de cacaoyers (n=11)			SAF à haute densité de Musacées (n=10)			SAF à canopée complexe et peu dense (n=9)		
Structure de la strate des cacaoyers												
Densité des cacaoyers	Moyenne (543)			Forte (693)			Très faible (364)			Moyenne (559)		
Hauteur médiane des cacaoyers	Très Hauts (7,5)			Moyens (5)			Bas (2,5 – 5)			Hauts (5 – 7,5)		
Age moyen des cacaoyers	Matures (18 ans)			Matures (18 ans)			Vieillissants (31 ans)			Matures (22 ans)		
Structure et diversité des strates au dessus des cacaoyers												
Ombrage total au sol	Très fort (>92 %)			Fort (>87%)			Moyen (72%)			Fort (>88%)		
Richesse botanique	53 espèces			39 espèces			34 espèces			42 espèces		
Densité de plantes associées (Plantes/ha)	Forte (420)			Faible (247)			Forte (471)			Faible (294)		
Strates majoritairement représentées	Basse et moyenne (90%)			Moyenne et haute (>70%)			Basse (>75%)			Basse (>44%) Haute (>35%)		
Plantes associées majoritairement représentées	Ligneux (>64%) Palmarcées (>18%)			Ligneux (>85%)			Musacées (61%) Ligneux (32%)			Ligneux fruitiers (67%) Palmarcées (15%)		
Structure et diversité de la strate au dessous des cacaoyers												
% de couverture du sol par des ligneuses	4,0			2,5			0,5			4,0		
% de couverture du sol par des herbacées	23,5			28,5			49,5			32,5		
Caractéristiques biophysiques de la parcelle												
Surface (ha)	Très petite (0,4 – 0,6)			Petite (0,2 – 1,0)			Grande (0,8 – 2,75)			Moyenne (0,25 – 1,25)		
Altitude (m)	250 - 400			150 - 300			60 - 100			220 - 310		
Topographie	Montagne, fortes pentes			Piémont, fortes pentes			Plaine alluviale, plat			Coteaux, fortes pentes		
Texture de l'horizon 0-20 cm du sol (%)	Argile	Sable	Limon	Argile	Sable	Limon	Argile	Sable	Limon	Argile	Sable	Limon
	33±9	46±11	21±4	29±8	44±5	27±9	14±5	47±11	39±11	32±5	44±10	24±8
pH du sol	4,9±0,2			5,2±0,6			5,7±0,3			5,2±0,5		
Minéraux du sol (Cmol/l)	Ca	Mg	K	Ca	Mg	K	Ca	Mg	K	Ca	Mg	K
	6,3±1,6	2,8±0,5	0,2±0,1	10,6±7,4	3,8±2,5	0,3±0,1	10,2±6,5	2,9±1,8	0,2±0,1	9,8±6,6	3,5±1,1	0,2±0,1
Azote total du sol (%)	0,4 ± 0,1			0,3 ± 0,1			0,2 ± 0,1			0,4 ± 0,1		
Carbone total du sol (%)	3,6 ± 1,2			3,3 ± 0,9			2,1 ± 0,7			3,7 ± 0,6		
Environnement et situation de la parcelle												
Contexte paysager	Forestier			Forêt fragmentée, cultures annuelles, jachères longues			Monocultures de Musacées, pâturages			Forêt fragmentée, pâtures, cultures annuelles, jachères courtes		
Facilité d'accès	Très difficile			Aisé			Très aisé			Difficile		
Pratiques paysannes sur la parcelle												
Tailles/an	0			0			1-2			2		
Egourmandages/an	1			2			1-2			2		
Récoltes sanitaires/an	2			2			2-3			2		
Fauches/an	3-4			3-4			5			4		

Tableau 1. Principales caractéristiques de la structure verticale, du milieu biophysique, du contexte paysager et des pratiques paysannes dans les 4 types d'agroforêts identifiés dans notre échantillon de 36 systèmes agroforestiers à base de cacaoyers.

V.2. Evaluation de la productivité de la culture principale : difficultés et limites de la méthode

La production de fleurs, et la formation de cabosses parvenant à maturité 5 à 6 mois après fécondation, ont lieu toute l'année chez le cacaoyer (Wood and Lass, 1985). Dans la région de Talamanca, deux pics de floraison se produisent en mai lors de la reprise des pluies après 3 mois de baisse de pluviométrie, puis en octobre lorsque les pluies reprennent après une brève récession de deux mois moins marquée que la précédente. A ces deux pics de floraison correspondent, six mois plus tard, deux pics de production : un pic mineur d'avril à juin, et un pic majeur de novembre à janvier. L'évaluation de la productivité de la culture principale nous posait dès lors trois difficultés majeures.

La première consistait à obtenir une évaluation sur un cycle complet d'une année. Même sur 36 parcelles réduites chacune à 1 000 m², il ne nous était matériellement pas possible de réaliser un comptage en continu des cabosses produites. Nous avons donc défini 4 périodes de comptages exhaustifs, dont deux étaient placées juste avant les deux pics de production mentionnés et les deux périodes restantes à équidistance des deux autres. Afin de prendre en compte les pertes dues à d'éventuelles récoltes se produisant entre nos comptages, nous avons travaillé avec les producteurs pour obtenir cette information. La qualité des données produites par les cacaoculteurs ne nous a pas permis d'exploiter ces informations et les données de rendement utilisées ici correspondent à la somme des cabosses mures saines comptées tous les 3 mois sur chaque parcelle. Savary *et al.* (2006) s'intéressent aux pertes de récolte et à leur évaluation, et recommandent d'exclure les ravageurs des composantes biologiques des situations de production étudiées. Dans notre situation, le bio-agresseur causant les dégâts les plus importants à la production de cacao au Costa Rica est la Moniliose (Phillips *et al.*, 2007), maladie cryptogamique due à un champignon (*Moniliophthora roreri*). Toutes les cacaoyères de notre réseau expérimental sont affectées par la maladie mais à des degrés divers. L'étude des relations entre la structure verticale et horizontale de la végétation et l'impact de cette maladie sur les rendements en cacao de notre réseau fait l'objet de travaux hors thèse (Gidoïn *et al.*, 2010).

La seconde consistait à obtenir une relation entre le nombre de cabosses comptées et un poids de cacao marchand. Braudeau (1969), Wood and Lass (1985), Mossu (1992) et Wright (1999) décrivent les étapes nécessaires à l'obtention du cacao marchand à partir des cabosses récoltées. Chacune de ces étapes (écabossage, fermentation, séchage) implique une perte de poids de récolte qui est essentiellement liée à la perte en eau de la pulpe et des fèves. Cette perte de poids dépend de la variété des cacaoyers récoltés et de pluviométrie des mois durant lesquels les cabosses se sont développées. A Talamanca, les variétés cultivées sont issues de mélanges qui trouvent leurs origines dans les nombreuses introductions de plants « améliorés » réalisées par de grandes compagnies agro-industrielles (United Fruit) ou des projets de développement agricole.

Le patchwork génétique en résultant rend extrêmement délicat sinon impossible l'identification d'une variété et encore moins d'un clone issu de sélection dans cette région. Pour cette raison, nous avons choisi de réaliser deux récoltes de 30 cabosses par parcelle et de réaliser des pesées de cacao frais après écabossage. Une récolte a eu lieu en fin de saison « sèche » (mai) et l'autre en fin de saison pluvieuse (décembre), afin de prendre en compte l'effet des variations saisonnières de pluviométrie. Nous n'avons pas eu les moyens de réaliser les micro-fermentations et séchages nécessaires à l'obtention d'une récolte en cacao sec marchand (8% d'humidité des fèves). Nous avons donc appliqué au poids de cacao frais mesuré un coefficient de perte en eau standard tiré de la littérature (Braudeau, 1969).

La troisième difficulté consistait à prendre en compte les variations de rendement interannuelles dans notre estimation du rendement. En l'absence de séries de données sur le pays, nous avons réalisé une seconde année de comptages de cabosses nous permettant de chiffrer ces variations sur deux années consécutives (Figure 3). Les données de récolte hors station de recherche sont extrêmement rares en cacao-culture et il ne nous a pas été possible de comparer nos données avec des séries existantes. La variation de rendement d'une année à l'autre a été négative pour le groupe 3, et positive pour les trois autres groupes, avec un effet plus marqué sur le groupe 4.

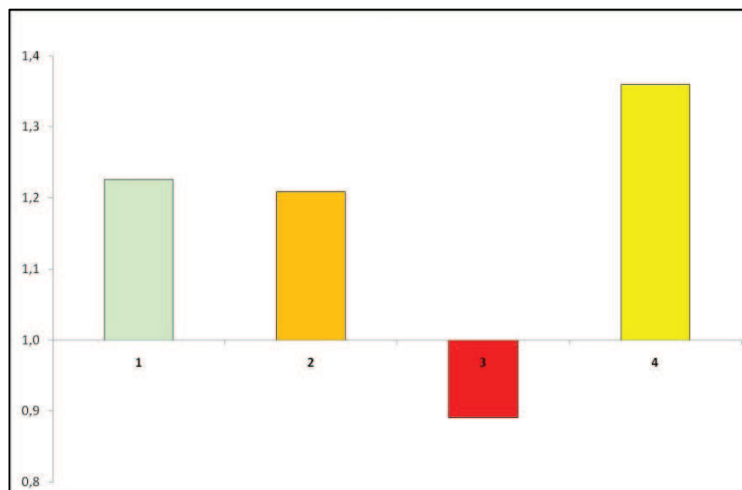


Figure 3. Variations de rendement en cabosses saines récoltables sur deux années (2008/2009 et 2009/2010) pour les 4 groupes de notre réseau de 36 parcelles d'agroforêts à base de cacaoyers.

V.3. Echantillonnage de la biodiversité animale et végétale

Les territoires indiens Bribri sont le lieu de vie d'une grande partie de la diversité des espèces animales et végétales du Costa Rica. Ils se situent à la confluence du Parc International La Amistad, de la Réserve Biologique Hitoy Cerere, du Parc National de Cahuita et du Refuge de vie forestière de Gandoca-Manzanillo (Somarriba and Harvey, 2003).

L'ensemble de ces aires protégées renferme plus de 10 000 espèces de plantes vasculaires, dont plus d'un millier d'espèces d'orchidées et 4 000 espèces non-vasculaires, dont un millier d'espèces de fougères, 59 espèces de mammifères, dont 13 endémiques, 43 espèces d'amphibiens, 51 espèces de reptiles, dont 10 endémiques, et plus de 350 espèces d'oiseaux, dont 15 endémiques (Palminteri *et al*, 1999). Parmi ces espèces, nombreuses sont celles qui transitent ou vivent dans les agroforêts à base de cacaoyers. Guiracocha *et al* (2001) ont montré que la richesse (10 espèces) et l'abondance des mammifères terrestres est similaire entre les agroforêts à base de cacaoyers et les fragments forestiers perturbés de Talamanca. Reitsma *et al* (2001) ont dénombré 144 espèces d'oiseaux dans des cacaoyères abandonnées ou cultivées, ainsi que dans des fragments forestiers de Talamanca. Les cacaoyères présentaient une richesse et une abondance d'avifaune supérieures à celle des fragments forestiers, mais les espèces strictement forestières en étaient absentes. Il est probable que la présence de ces animaux dans les cacaoyères dépende fortement de la présence de fragments forestiers à proximité. Cette présence démontre cependant le rôle de corridor et d'habitat temporaire que peuvent jouer les agroforêts à base de cacaoyers.

La figure 4 illustre la qualité de notre effort d'échantillonnage pour les 8 taxons considérés dans cette étude.

A l'échelle de notre échantillon de 36 agroforêts, les courbes d'accumulation présentées par taxon (Figure 4, A à H) montrent une relativement bonne qualité d'échantillonnage des peuplements étudiés, à l'exception des végétaux terrestres (A) et des amphibiens (G) et reptiles (H) pour lesquels la courbe ne rencontre pas de véritable point d'inflexion.

Malgré la faible taille de notre échantillon d'agroforêts (N=36) et des groupes de structure constitués (G1, N=6 ; G2, N=11 ; G3, N=10 et G4, N=9), la majeure partie des taxons présente des courbes d'accumulation d'espèces acceptables (Figure 5) à l'exception des végétaux terrestres (A) pour lesquels même l'effort d'échantillonnage important réalisé sur le témoin forêts (N=34) n'a pas permis d'atteindre le point d'inflexion. C'est également le cas du groupe des forêts témoins (N=3) pour l'échantillonnage des invertébrés du sol (D) et de la litière (E). Chez les mammifères (F), les groupes 3 et 4 n'atteignent pas le point d'inflexion et un effort d'échantillonnage supplémentaire aurait été nécessaire. Dans le cas des amphibiens (G), seul le groupe 4 présente une courbe d'accumulation acceptable, alors que chez les reptiles (H), seul le groupe 3 présente un point d'inflexion.

La grande quantité de taxons inventoriés et les difficultés de capture liées au milieu tropical humide et forestier ne nous ont pas permis de meilleurs résultats de capture et d'inventaire. Les défauts d'échantillonnage décrits ci-dessus doivent être pris en compte lors de la discussion des compromis observés entre productivité et biodiversité.

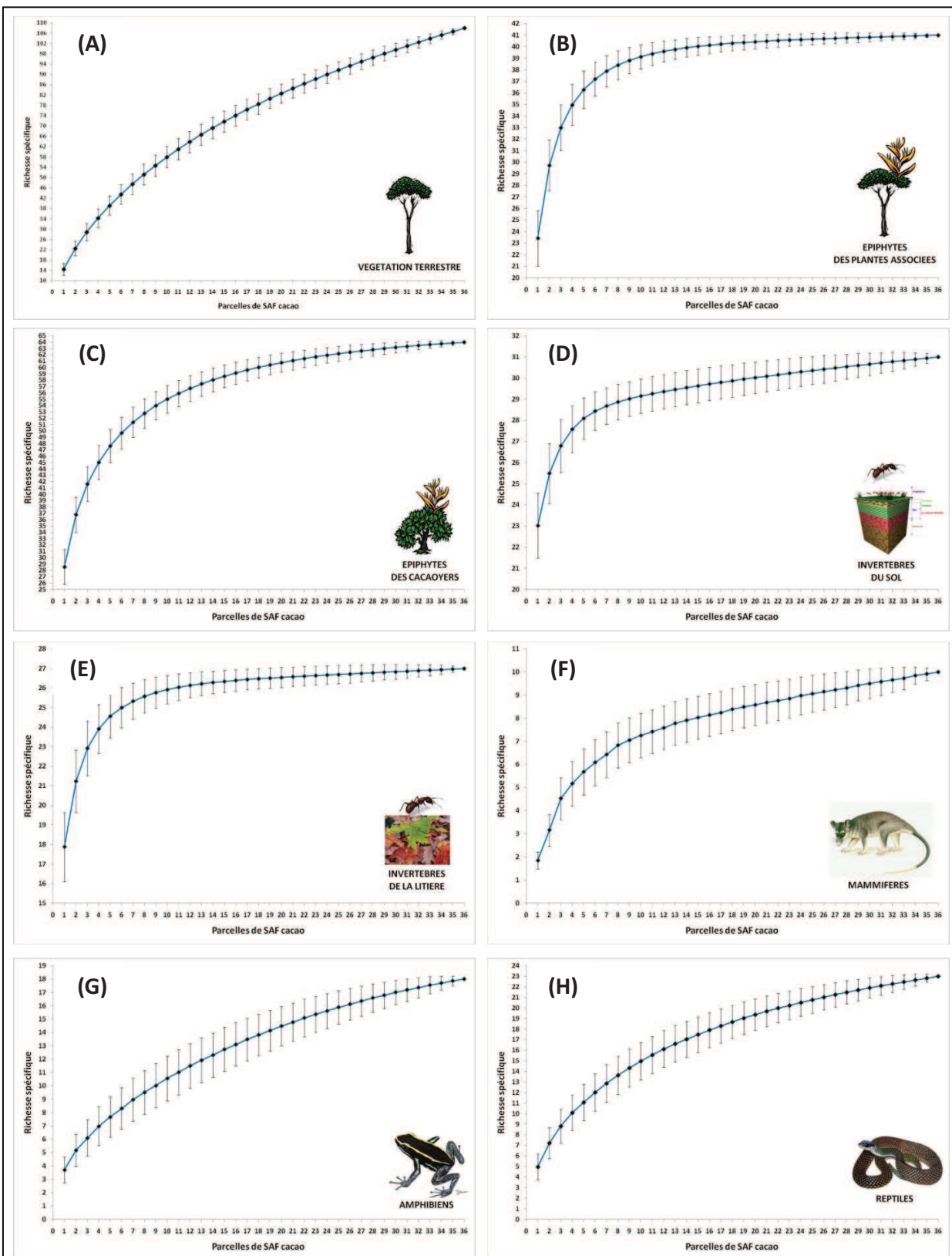


Figure 4. Courbes d'accumulation des espèces inventoriées ou capturées dans notre échantillon de 36 parcelles en SAF cacao : végétaux terrestres associés aux cacaoyers (A), épiphytes vivant sur ces végétaux associés (B), épiphytes vivant sur les cacaoyers (C), invertébrés du sol (D) et de la litière (E), petits mammifères (F), amphibiens (G) et reptiles (H).

V.4. Biodiversités Alpha et Beta dans l'étude des compromis avec la productivité

Plusieurs auteurs mettent en avant le rôle clef des pratiques agricoles dans la gestion des services écologiques fournis par les écosystèmes cultivés (Mas and Dietsch, 2003 ; Power, 2010). Les compromis entre ces services écologiques et leurs interactions à différentes échelles d'espace et de temps sont l'enjeu d'un nombre croissant de publications (Carreño *et al.*, 2011 ; Clough *et al.*, 2011 ; Gockowski and Sonwa, 2010 ; Hoehn *et al.*, 2008 ; Perfecto *et al.*, 2004 ; Rodriguez *et al.*, 2006 ; Steffan-Dewenter *et al.*, 2007). Leurs auteurs s'intéressent également aux évolutions de ces services d'un état réversible vers un état irréversible. Elmquist *et al.* (2003) écrivent que la diversité biologique renforce la résilience des écosystèmes, en assurant la production de services écologiques essentiels pour l'écosystème. Dans un même groupe fonctionnel, la diversité de réponses des espèces aux changements d'environnement (sous l'effet de l'action de l'homme par exemple) est un facteur critique pour la résilience du système. Cette diversité des réponses fournit à l'écosystème une capacité adaptative dans des situations de renouvellement et de réorganisation faisant suite à des bouleversements importants, comme c'est souvent le cas dans les écosystèmes cultivés par l'homme.

Nos travaux portent sur des écosystèmes cultivés sous certification Bio. Le niveau d'apport en intrants et en particulier en pesticides y est nul. La gestion de la parcelle est entièrement manuelle et l'intensité de gestion de la parcelle dépend essentiellement de facteurs économiques (disponibilité de la main d'œuvre, éloignement de la parcelle) et sociaux (connaissances techniques de l'agriculteur). Quelle est la place de l'agroforesterie dans le gradient d'intensité de gestion qui va d'écosystèmes dits « naturels » très peu intervenus par l'homme tels que la forêt naturelle jusqu'à des écosystèmes cultivés de manière intensive en monoculture mono-spécifique ? Le rôle que jouent les systèmes agroforestiers à base de caféiers (Perfecto and Vandermeer, 2008 ; Correia *et al.*, 2010) ou de cacaoyers (Guiracocha *et al.*, 2001 ; Harvey *et al.*, 2006b et 2007 ; Reitsma *et al.*, 2001) dans la conservation de la diversité végétale et animale évolue-t-il en fonction de l'intensité de gestion de ces systèmes et de leur niveau de productivité ? L'agriculture de conservation, dont l'agroforesterie peut se prétendre, est vivement critiquée par les tenants de la conservation stricte, essentiellement sur l'hypothèse qu'elle génère des rendements plus faibles que l'agriculture conventionnelle et entraîne l'extension des surfaces cultivées pour compenser le déficit de production, au détriment des zones naturelles (Balmford *et al.*, 2005 ; Baudron, 2011 ; Clough *et al.*, 2011 ; Ewers *et al.*, 2009 ; Fischer *et al.*, 2008 ; Matson and Vitousek, 2006 ; Phalan *et al.*, 2011 ; Raudsepp-Hearne *et al.*, 2010). C'est précisément cette hypothèse d'une relation négative entre la biodiversité et le rendement de la culture principale que nous voulons tester ici dans notre gamme d'agroforêts. A partir de l'analyse d'une diversité de situations existantes en parcelles paysannes, nous avons pu mettre en évidence des relations de compromis entre le niveau de diversité alpha et le niveau de productivité par cacaoyer et par hectare, dans une gamme de 36 agroforêts réparties en 4 groupes d'intensité de gestion.

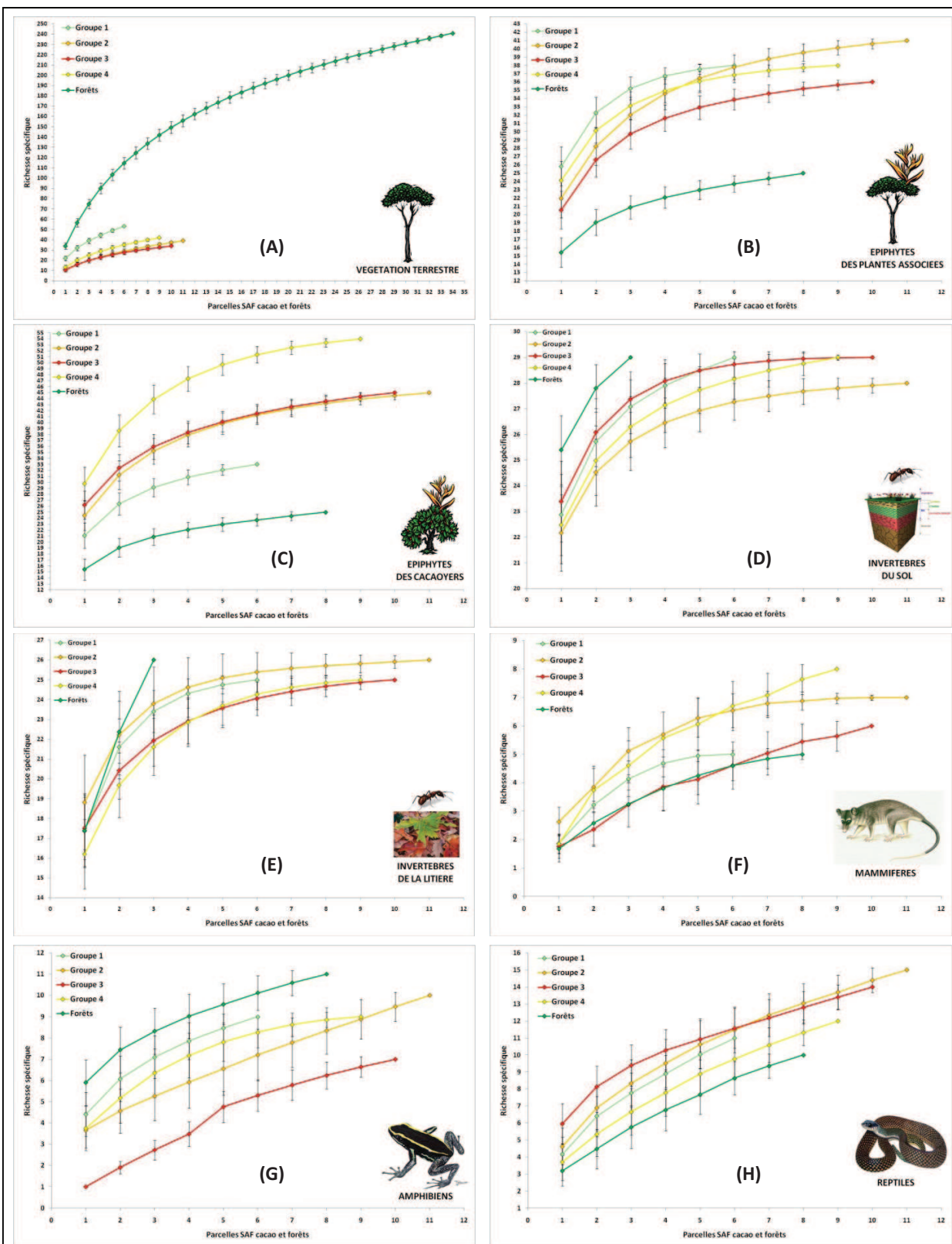


Figure 5. Courbes d'accumulation des espèces inventoriées ou capturées dans chacun des 4 groupes de la typologie de structure de la végétation et dans le groupe de forêts témoins : végétaux terrestres associés aux cacaoyers (A), épiphytes vivant sur ces végétaux associés (B), épiphytes vivant sur les cacaoyers (C), invertébrés du sol (D) et de la litière (E), petits mammifères (F), amphibiens (G) et reptiles (H).

V.4.1. Variabilité des relations de compromis productivité/biodiversité par taxon

Chacune des figures 6 à 13 présente en deux graphiques la nature et la tendance de la relation de compromis liant la productivité en cacao à l'arbre (graphique A) ou à l'hectare (graphique B), à un niveau de biodiversité pour chacun des 8 taxons étudiés. Chaque graphique présente le nuage de points comprenant notre réseau de 36 cacaoyères et nos 3 à 34 fragments forestiers témoins. Chaque point est une parcelle agroforestière identifiée par un code de couleur pour son appartenance à un groupe de structure de la végétation homogène (Groupes 1 à 4 et groupe des forêts témoins). Les valeurs moyennes par groupe et les erreurs standards associées sont également représentées. Enfin, une valeur de référence prise dans la littérature (Ramirez *et al.*, 2001) est donnée pour le rendement par arbre (graphique A) et par hectare (graphique B) d'un système de monoculture du cacaoyer conduit à maturité dans une région pédoclimatique proche. Pour des raisons logistiques et financières, il ne nous a pas été possible d'échantillonner de systèmes de monoculture du cacaoyer pour sa biodiversité dans notre étude, aussi ne disposons nous pour ce type de système intensif, que d'une valeur moyenne sur l'axe des rendements.

Clough *et al.* (2011) ont récemment montré l'existence d'une relation de compromis de type linéaire négative entre la diversité-Alpha (richesse spécifique) d'espèces herbacées et le rendement en cacao marchand par hectare d'un échantillon de 48 systèmes agroforestiers à base de cacaoyers à Sulawesi (Indonésie). Les parcelles à fort rendement étant associées à un plus faible niveau d'ombrage, le facteur explicatif de cette relation est ici la quantité de lumière qui parvient au sol. Sans avoir étudié le détail de la composition spécifique de la strate herbacée dans notre réseau, nous obtenons une relation similaire dans laquelle les parcelles du groupe 3 dont les strates hautes sont très peu représentées et dont le niveau d'ombrage est moindre, présentent une couverture herbacée spontanée plus abondante et très probablement plus diverse. Cette couverture plus abondante liée à une plus grande quantité de lumière au sol a pour conséquence une fréquence de fauche plus importante pour le producteur.

En revanche, l'absence de relation significative montrée par Clough *et al.* (2011) entre la diversité-Alpha (Richesse spécifique) de 8 autres taxons et le rendement en cacao marchand à l'hectare, n'est pas systématique dans notre cas et varie selon qu'on s'intéresse à la productivité par hectare ou par cacaoyer. Nous montrons qu'il existe une corrélation significative de type quadratique entre la productivité à l'hectare des cacaoyers et le niveau de biodiversité-Alpha des plantes associées (Fig. 6B), alors que Clough *et al.* (2011) n'en trouvent pas. Cette relation se maintient avec la productivité par cacaoyer (Fig. 6A). Clough *et al.* ont constitué un échantillon de systèmes agroforestiers matures dont la structure de la végétation, même si elle n'est pas décrite, a été choisie dans un souci d'homogénéité afin de créer les conditions de répétabilité des 48 situations de l'échantillon favorables à une analyse statistique solide.

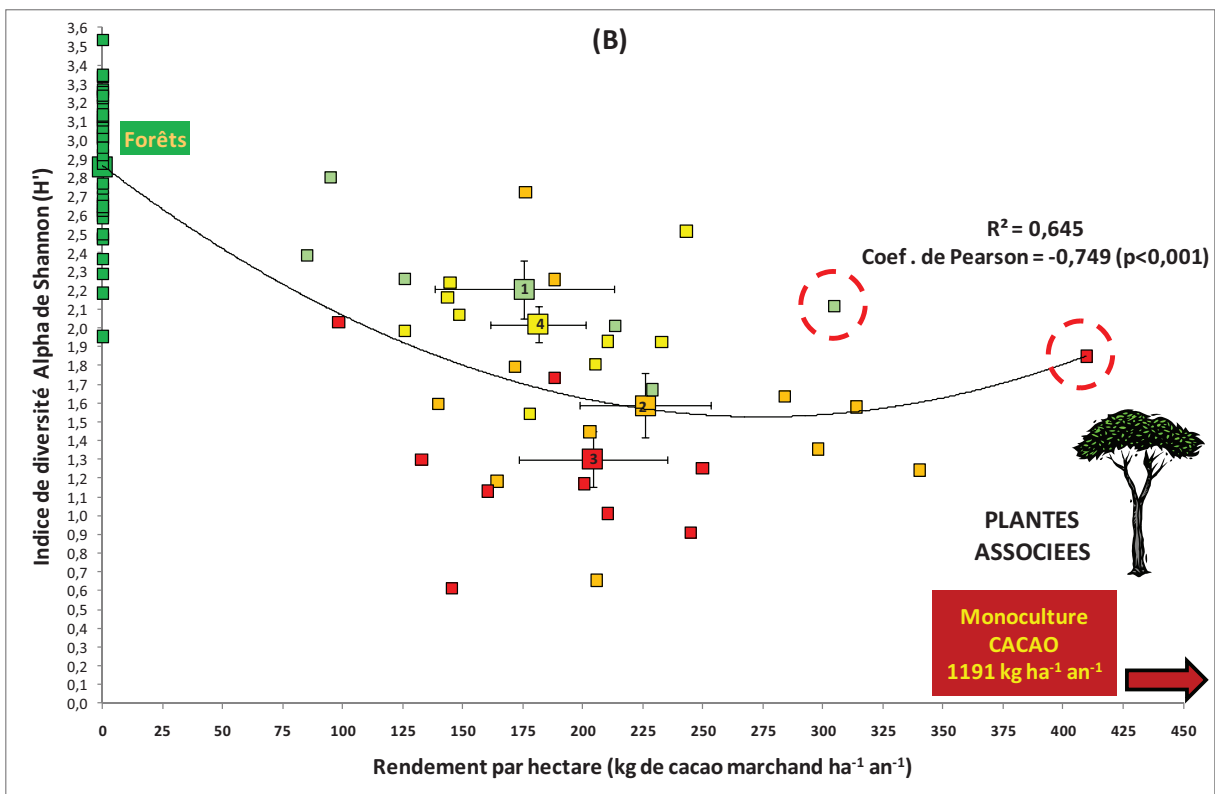
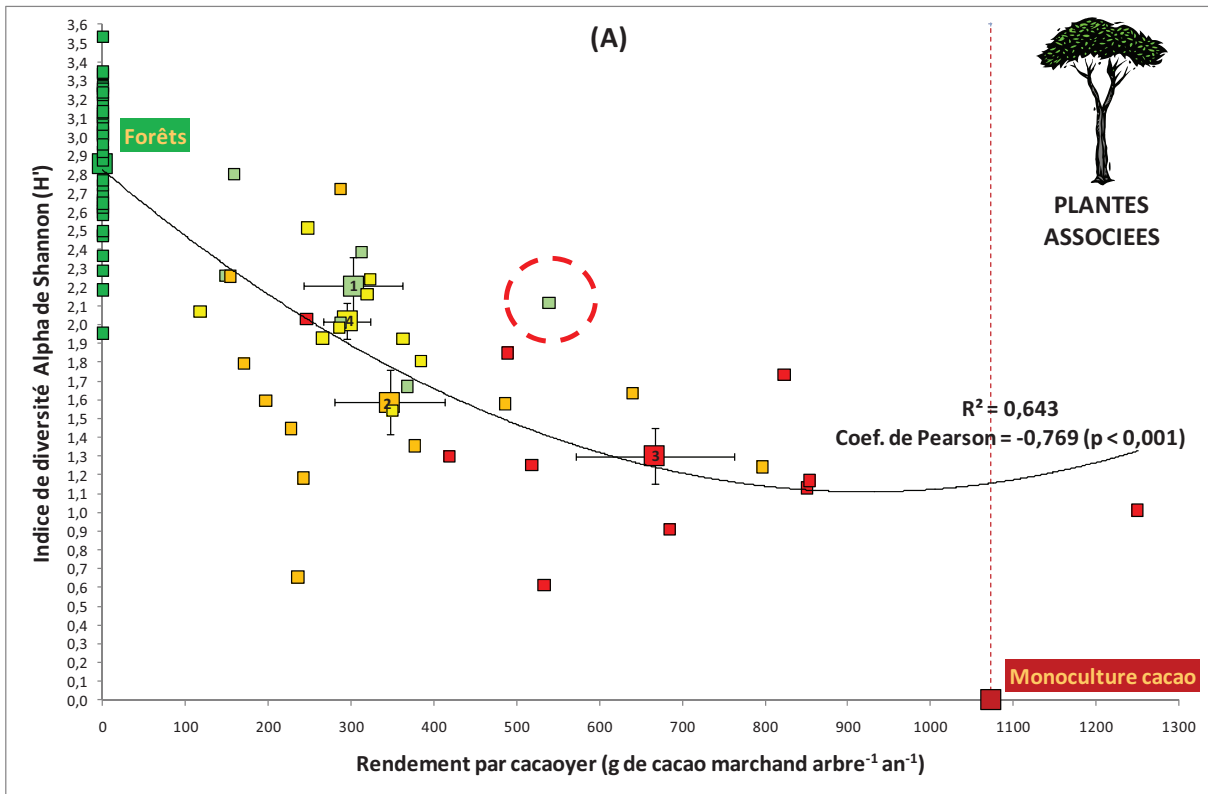


Figure 6. Corrélation négative entre l'indice de diversité de Shannon (H') des plantes associées aux cacaoyers et la productivité en cacao marchand par cacaoyer (A) ou la productivité en cacao marchand par hectare (B) sur un gradient d'intensité de gestion allant de la forêt à la monoculture de cacaoyers.

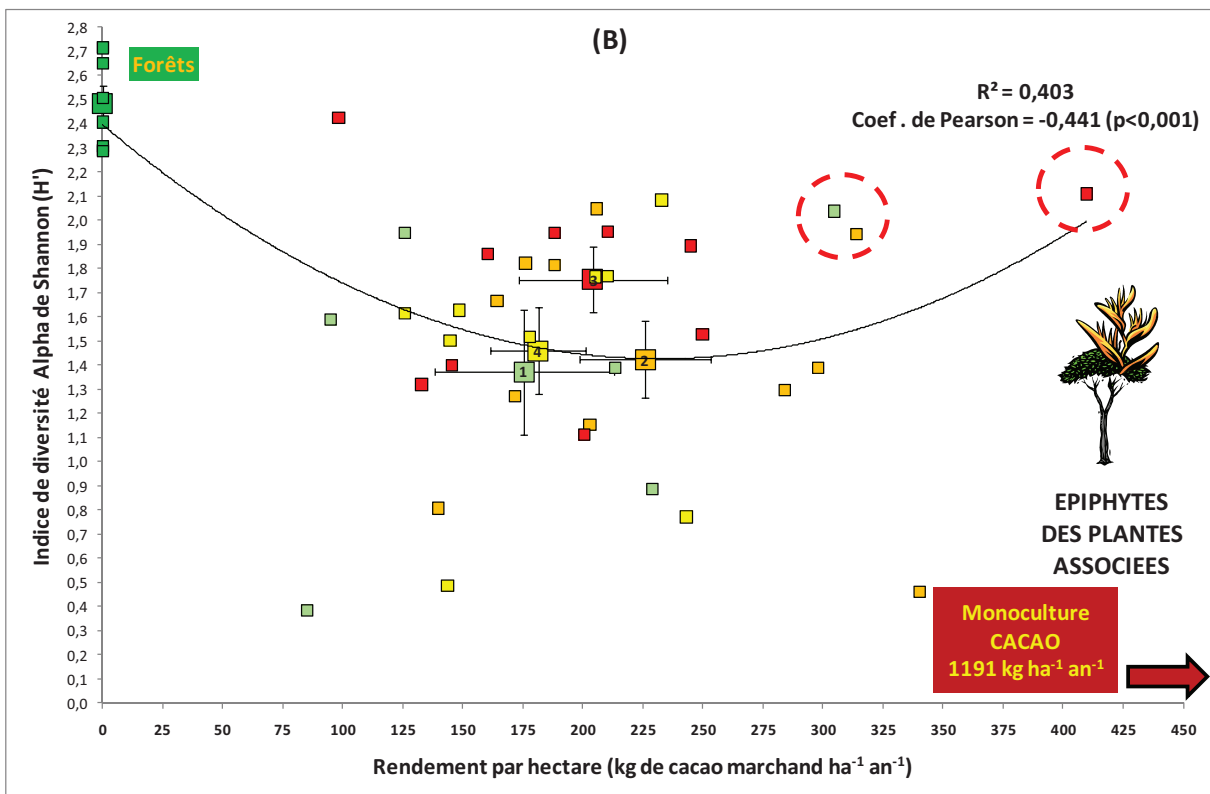
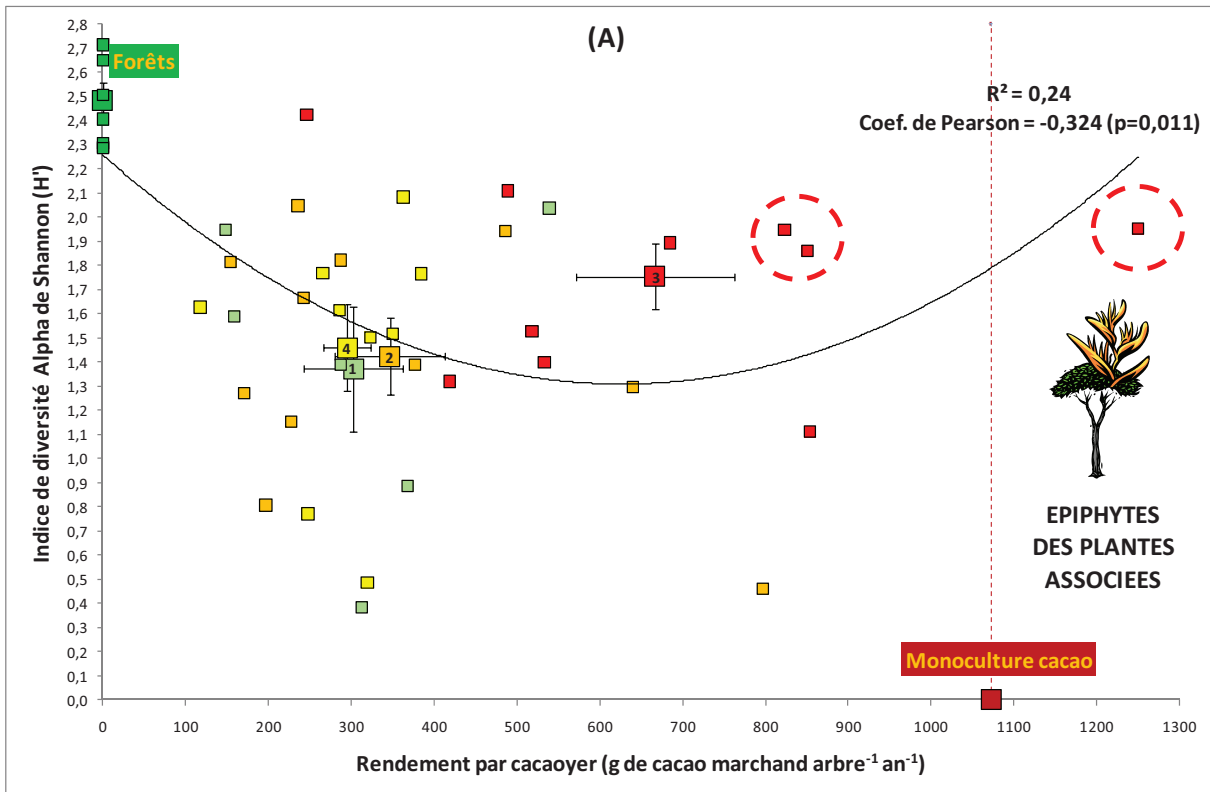


Figure 7. Corrélation négative entre l'indice de diversité de Shannon (H') des épiphytes échantillonnées sur les plantes associées aux cacaoyers et la productivité en cacao marchand par cacaoyer (A) ou la productivité en cacao marchand par hectare (B) sur un gradient d'intensité de gestion allant de la forêt à la monoculture de cacaoyers.

Nous nous positionnons sur un gradient de structure et montrons ici, malgré la faible taille de notre échantillon et des groupes de types structurels que nous en avons tiré, le rôle de cette variabilité de structure pour expliquer à la fois les variations de niveaux de biodiversité de la végétation associée, les variations de niveaux de rendements en cacao et enfin les situations de compromis selon un modèle quadratique.

De la même manière, nous montrons l'existence de corrélations de type quadratiques significatives dans le cas des relations de compromis entre la productivité en cacao marchand par hectare et la biodiversité-Alpha des épiphytes inventoriées sur les cacaoyers (Fig. 7B) ou les végétaux qui leur sont associés (Fig. 8B). Ces corrélations maintiennent leurs caractéristiques lorsqu'elles sont testées avec le rendement par cacaoyer (Fig. 7A et 8A). Clough *et al.* (2011) n'ont pas testé ce taxon qui est étroitement lié à la structure de la végétation qui lui fournit les supports physiques nécessaires à son développement. Cependant, Clough *et al.* (2011) ont montré l'absence de relation significative entre le rendement en cacao par hectare et la richesse spécifique de champignons endophytes. Ces champignons trouvent également leur support et source de nutriments sur les végétaux qui les hébergent. Deux hypothèses peuvent expliquer la contradiction entre ces résultats et ceux que nous avons obtenus pour les épiphytes, taxon également dépendant de la végétation arborée et de sa structure et diversité botanique : i) l'échantillon de 48 agroforêts de Clough *et al.* (2011) est suffisamment homogène structurellement pour offrir une qualité d'habitat équivalente aux champignons endophytes quel que soit le niveau de rendement en cacao de l'agroforêt ; ii) la composition botanique de la gamme de 48 agroforêts de Clough *et al.* (2011) possède une constance ou une base botanique commune très large (cf. notre chapitre V.2.) qui inclut toujours les espèces hôtes de ces champignons.

Le cas des résultats obtenus avec les invertébrés du sol (Fig. 9 A et B, absence de corrélation significative et tendance négative) et de la litière (Fig. 10 A et B, faible corrélation linéaire positive – $p < 10\%$), est probablement lié aux limites imposées par l'identification des individus capturés. Nous n'avons pu aller au-delà de morphotypes du niveau Classe ou Ordre, pour des raisons techniques liées à la taille des invertébrés capturés, à la difficulté et au coût de leur identification au niveau du genre ou de l'espèce. La plupart de ces morphotypes se trouve être représenté par une ou plusieurs espèces dans toutes les cacaoyères et les différences de richesse spécifique tiennent à un nombre très réduit de morphotypes. Malgré cela, la tendance positive observée pour le groupe des invertébrés de la litière est étonnante car les agroforêts à cacaoyers du groupe 3 sont situées en plaine alluviale et sont fréquemment inondées par l'une des 7 rivières qui sillonnent cette plaine. La litière est emportée une fois par an environ et il est probable qu'une identification poussée des espèces qui la composent devrait mettre en évidence une composition forte en espèces pionnières de décomposeurs primaires essentiellement. Clough *et al.* (2011) se sont intéressés aux morphotypes des Arachnidae, Formicidae, et Lepidoptera étudiés séparément pour leur diversité-alpha dans la litière.

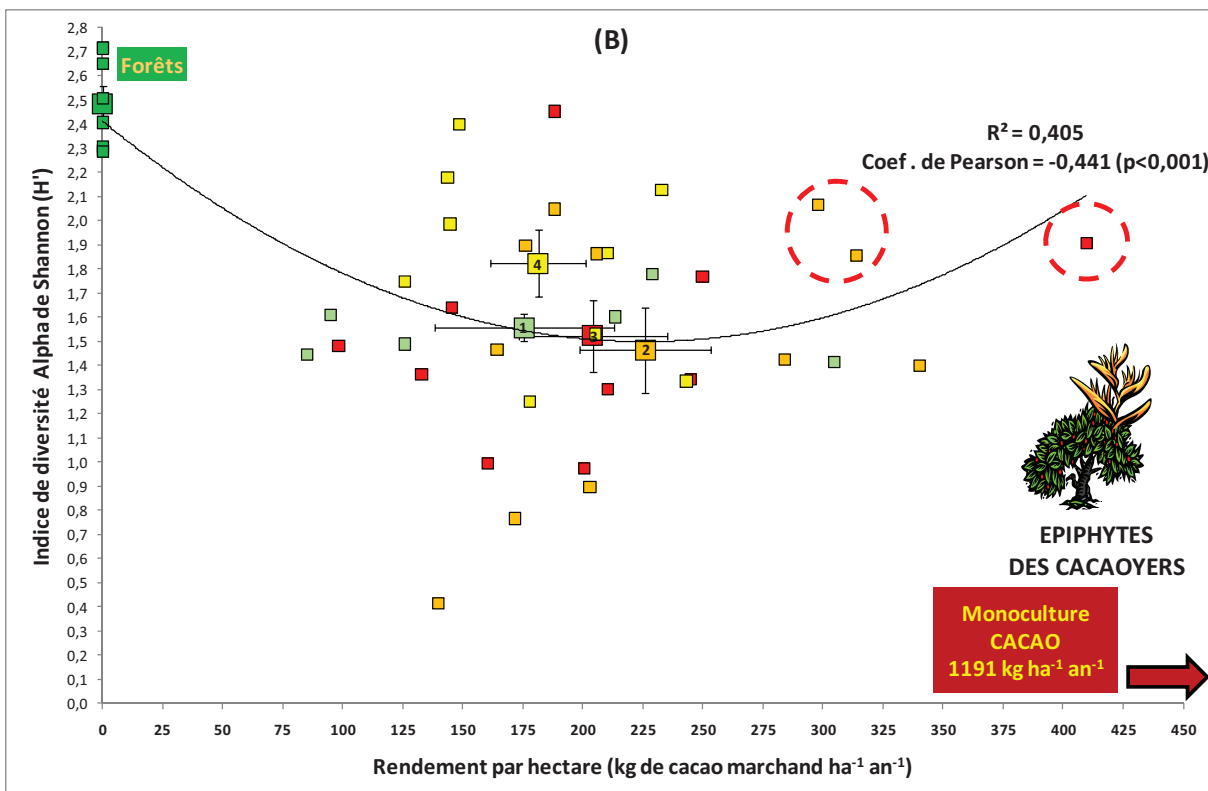
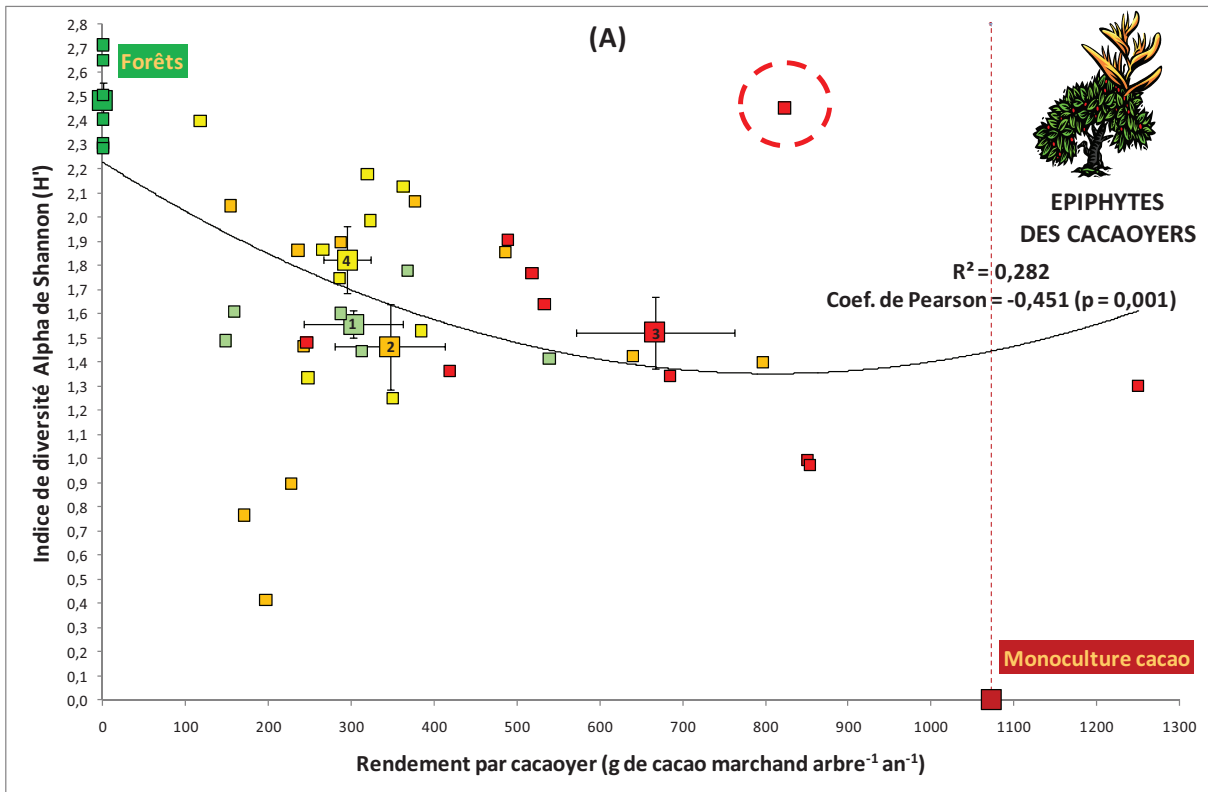


Figure 8. Corrélation négative entre l'indice de diversité de Shannon (H') des épiphytes échantillonnées sur les cacaoyers et la productivité en cacao marchand par cacaoyer (A) ou la productivité en cacao marchand par hectare (B) sur un gradient d'intensité de gestion allant de la forêt à la monoculture de cacaoyers.

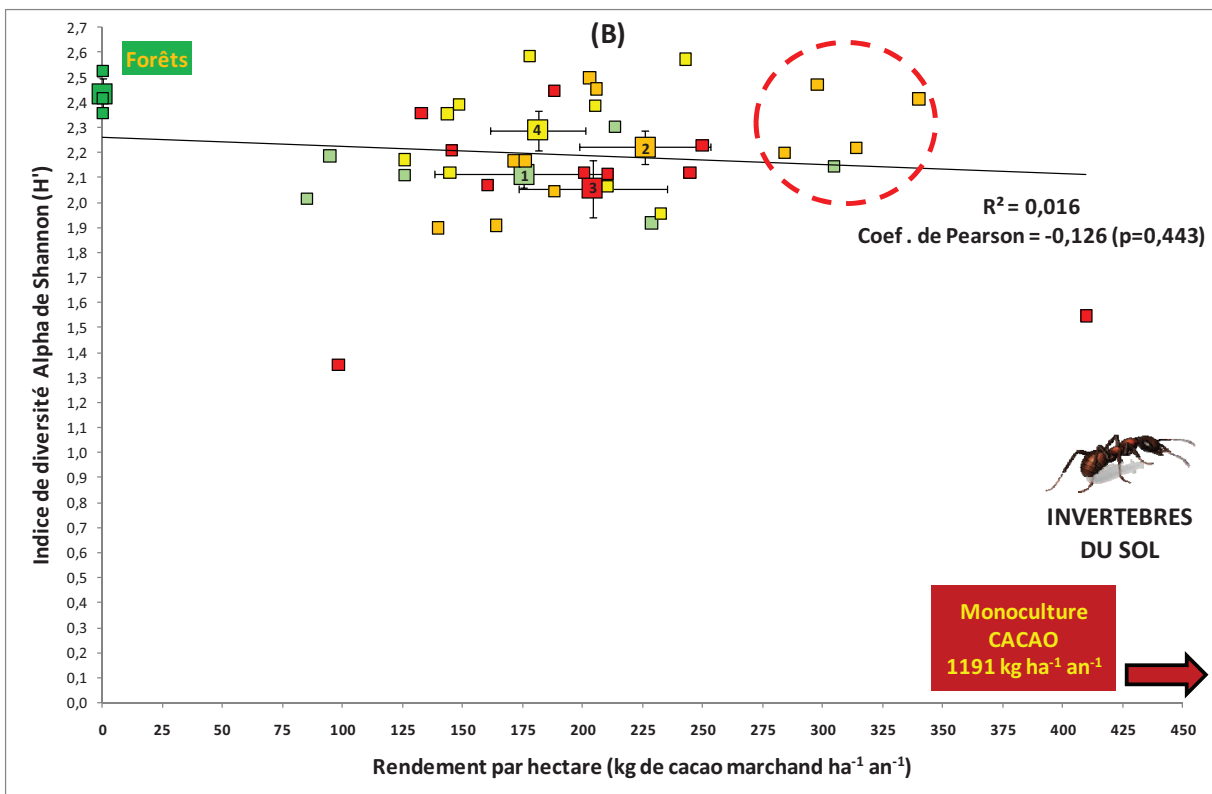
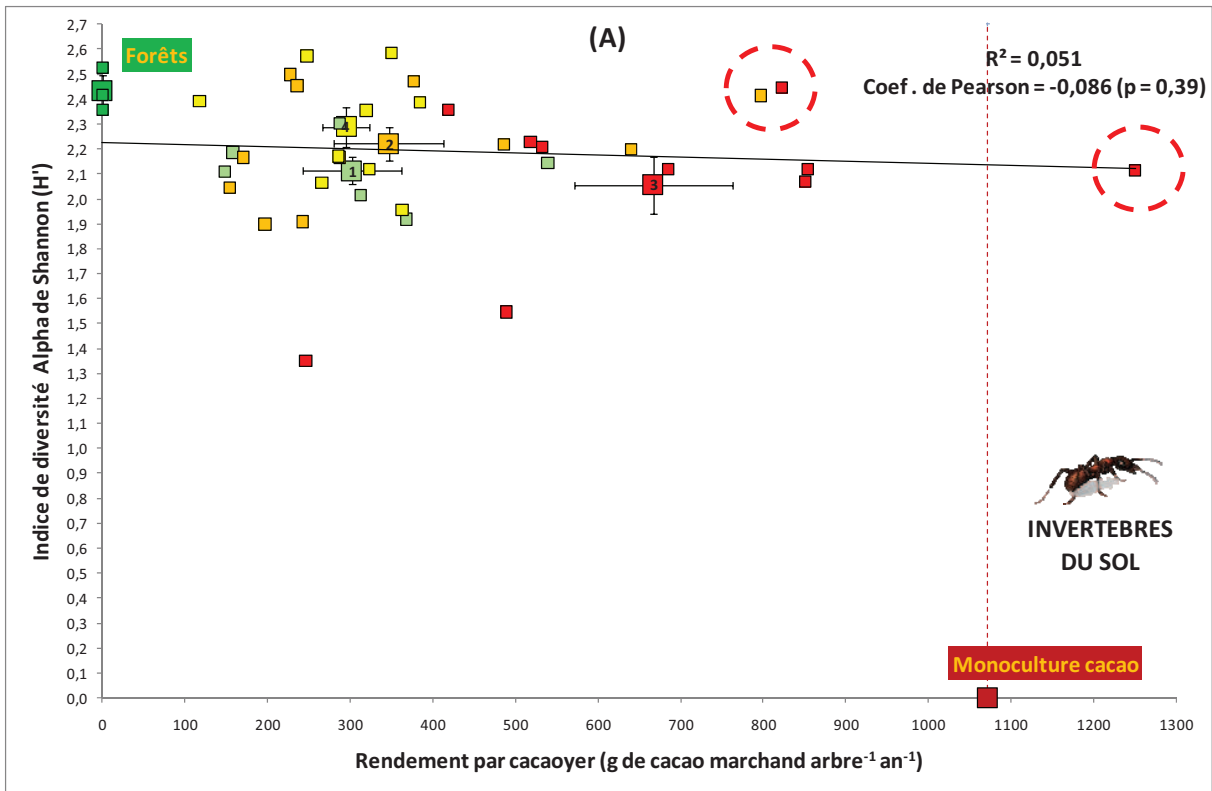


Figure 9. Tendence négative entre l'indice de diversité de Shannon (H') des invertébrés du sol et la productivité en cacao marchand par cacaoyer (A) ou la productivité en cacao marchand par hectare (B) sur un gradient d'intensité de gestion allant de la forêt à la monoculture de cacaoyers.

Nous suggérons que l'absence de relation montrée par Clough *et al.* (2011) entre la richesse spécifique de ces taxons et la productivité à l'hectare des 48 cacaoyères de leur échantillon est due à l'homogénéité structurelle de leur échantillon.

Clough *et al.* (2011) ne trouvent aucune relation significative entre la richesse spécifique de l'herpétofaune (reptiles et amphibiens) de leur échantillon de 48 agroforêts et le rendement en cacao à l'hectare de ces agroforêts. Nous obtenons les mêmes résultats concernant les amphibiens (Fig. 11B, $p = 0,38$) et les reptiles (Fig. 12B, $p = 0,14$). Cependant, ces relations s'avèrent significatives lorsqu'elles sont testées avec la productivité par cacaoyer dans le cas des amphibiens (Fig. 11A, $p = 0,03$, relation linéaire négative) et des reptiles (Fig. 12A, $p = 0,002$, relation linéaire négative). La productivité en cacao par arbre est directement liée à la densité de cacaoyers par hectare (très faible dans le cas des agroforêts du groupe 3), à la densité de plantes associées compétitrices pour la lumière et les ressources minérales du sol (faible dans le cas des agroforêts du groupe 3 dont la forte densité de plantes associées correspond aux Musacées qui entrent moins en compétition pour la lumière avec les cacaoyers que des grands ligneux), sachant que par ailleurs l'eau n'est pas un facteur limitant dans cette région. La meilleure qualité de corrélation entre biodiversité-Alpha d'amphibiens et de reptiles a la productivité en cacao par arbre versus par hectare est probablement en partie liée à ce lien. Le rendement par arbre, plus que le rendement par hectare, est lié à des variables de structure de la végétation qui reflètent une qualité d'habitat pour la biodiversité qu'elle héberge. La plus grande fertilité des sols limoneux de la plaine alluviale est un troisième élément qui entre très probablement en compte dans l'explication des niveaux de productivité mais que la faible taille et la forte variabilité de notre échantillon ne nous a pas permis de tester.

Enfin, la relation est de type négatif pour les amphibiens car ces animaux poïkilothermes, recherchent à la fois chaleur et humidité. Dans le cas des amphibiens, leur épiderme nu exige une humidité constante qui sera le facteur limitant de leur milieu de vie. Les agroforêts à structure moins dense et à niveau d'ombrage moins fort seront moins favorables. Dans le cas des reptiles, également poïkilothermes mais que leurs écailles protègent des pertes en eau, le facteur limitant de leur milieu de vie est la chaleur. La relation qui lie la richesse de ces organismes au rendement par cacaoyer est positive car les rendements élevés par arbre se rencontrent surtout dans les cacaoyères du groupe 3 dont le niveau d'ombrage est moindre (ensoleillement plus fort) mais aussi dans lesquelles l'abondance de rongeurs et d'insectes, attirés par l'abondance des bananiers et la proximité des habitations humaines, est plus forte.

Enfin, à l'instar de Clough *et al.* (2011), nous ne mettons pas en évidence de relation significative entre la diversité de petits mammifères (Ratidés dans le cas de l'étude de Clough *et al.*, 2011) et le rendement en cacao par hectare ou par arbre (Fig. 13A et B). Nous pensons que nos résultats sont à relier à une médiocre qualité d'échantillonnage (cf. Fig. 4F et 5F). Le faible nombre d'espèces ($N_s=10$) et d'individus ($N_i=95$) dans un échantillon d'agroforêts de petite taille ($N=36$) subdivisé en 4 groupes de 6 à 11 parcelles, explique probablement les tendances non significatives observées ($p>25\%$) et la médiocre qualité des corrélations.

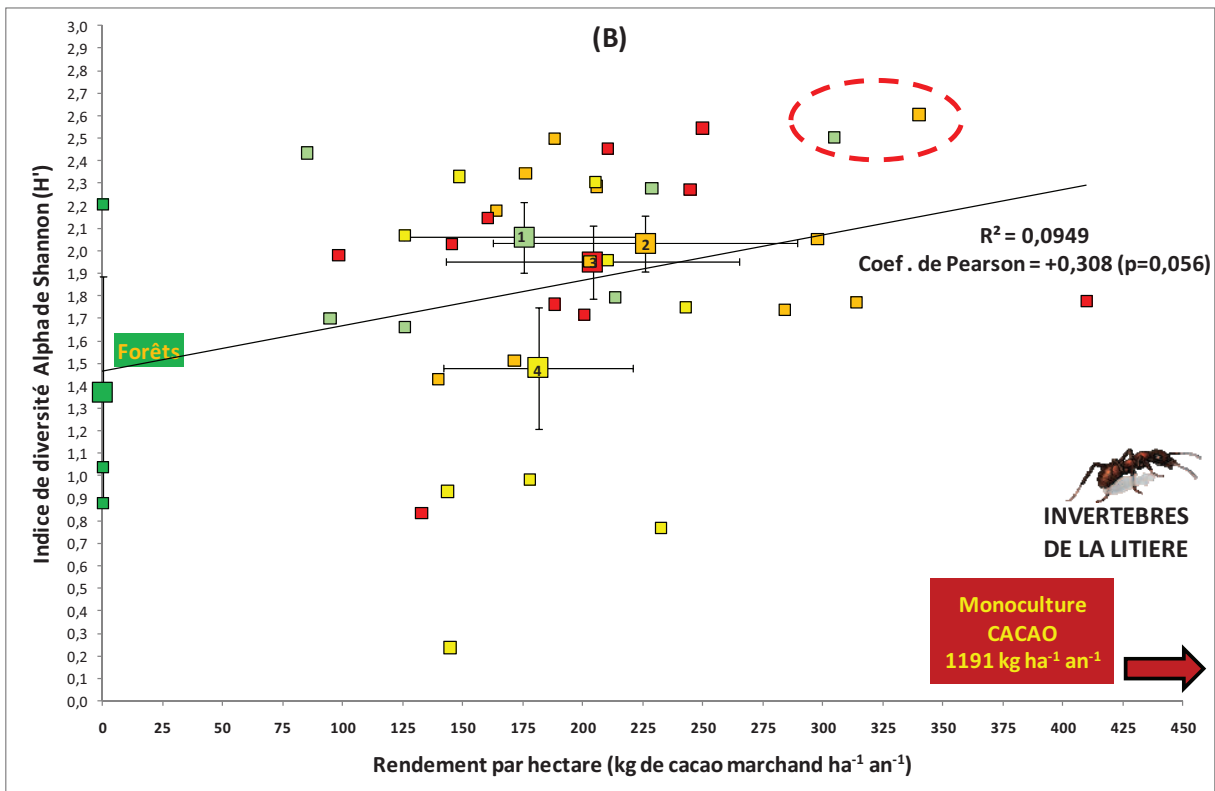
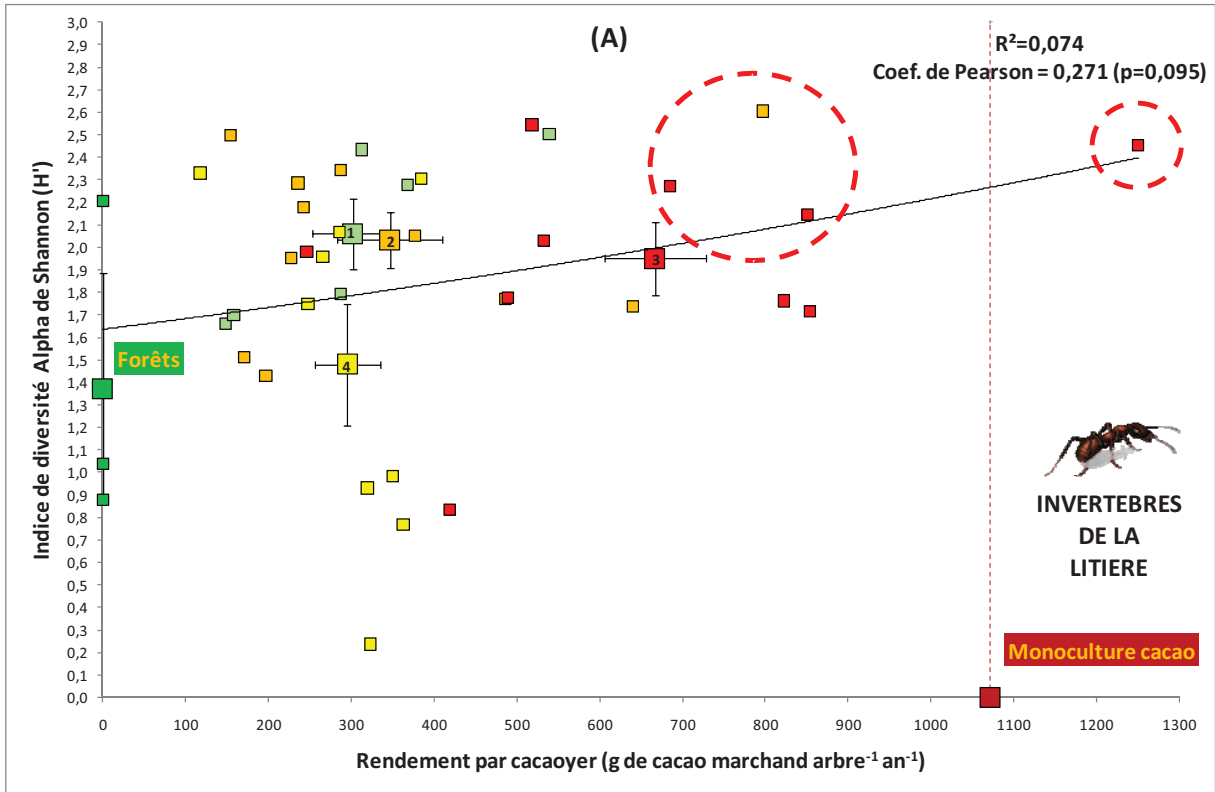


Figure 10. Corrélation positive entre l'indice de diversité de Shannon (H') des invertébrés de la litière et la productivité en cacao marchand par cacaoyer (A) ou la productivité en cacao marchand par hectare (B) sur un gradient d'intensité de gestion allant de la forêt à la monoculture de cacaoyers.

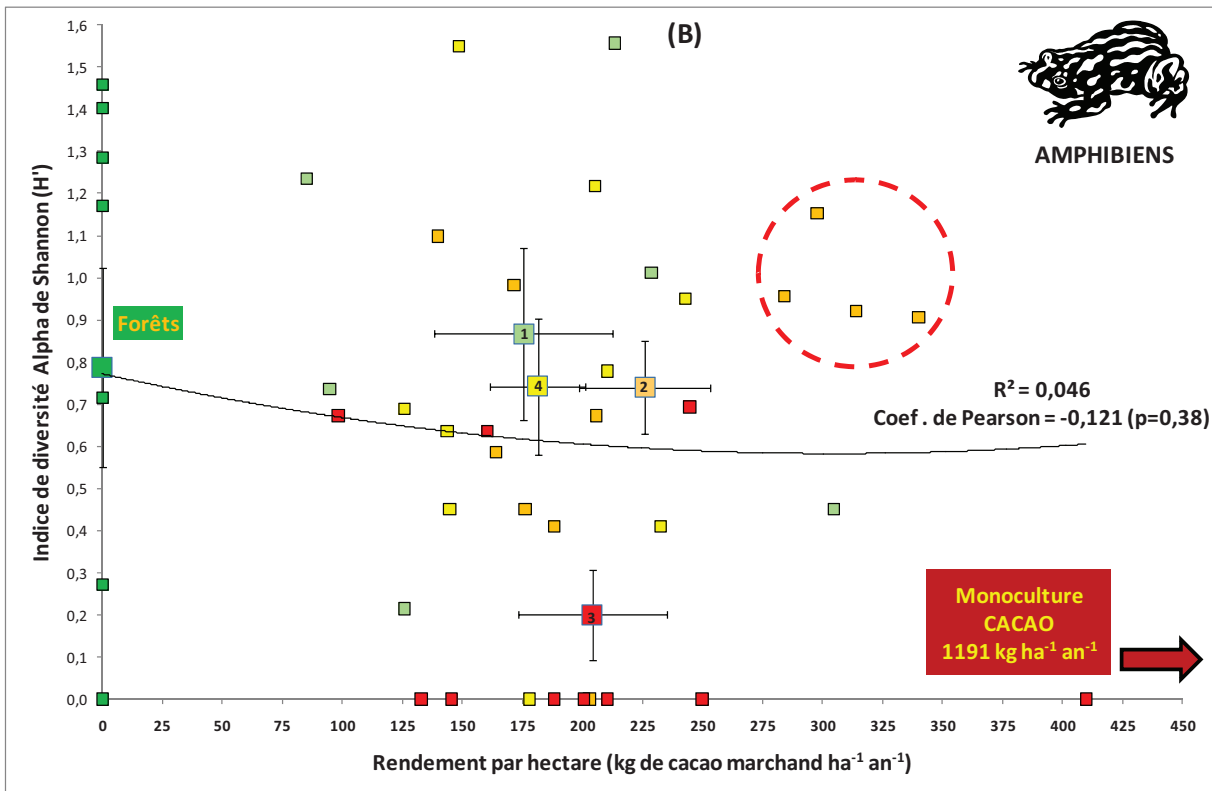
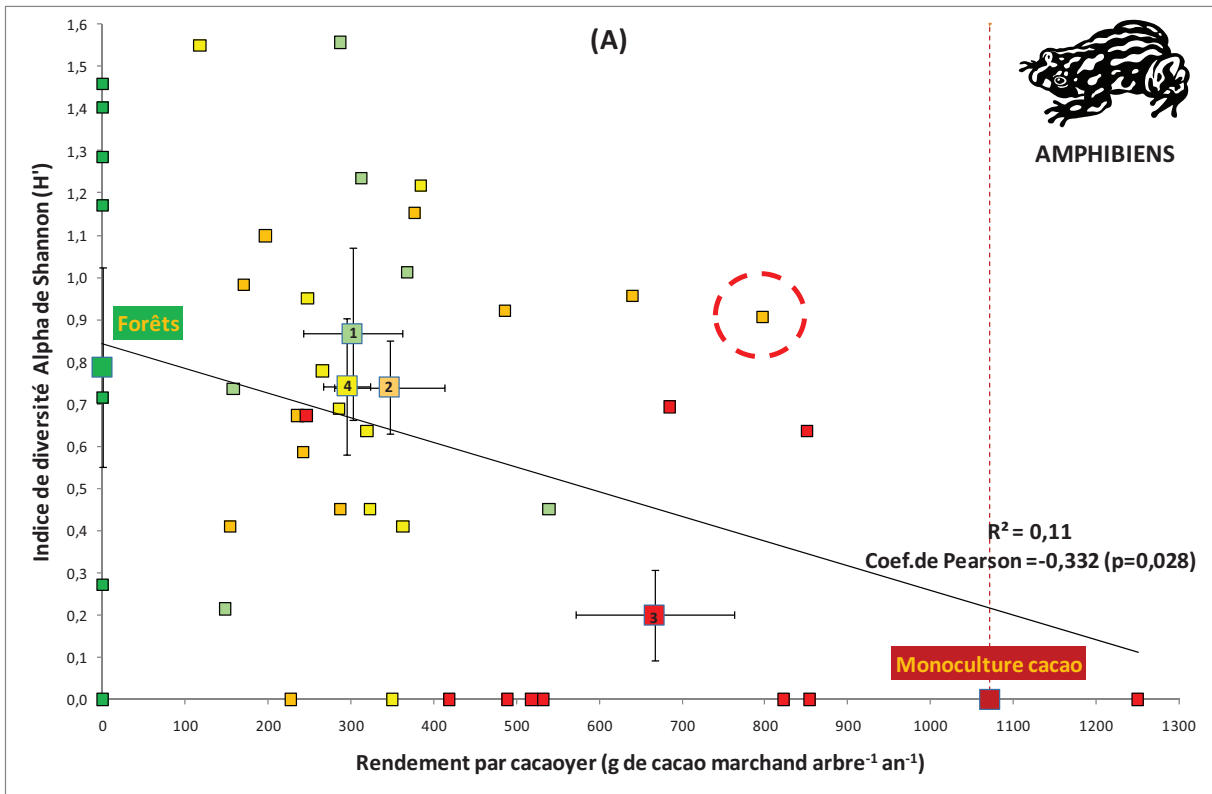


Figure 11. Corrélation négative entre l'indice de diversité de Shannon (H') des amphibiens et la productivité en cacao marchand par cacaoyer (A) ou la productivité en cacao marchand par hectare (B) sur un gradient d'intensité de gestion allant de la forêt à la monoculture de cacaoyers.

Nos typologies de structure peuvent également être positionnées sur un gradient croisé de proximité aux habitations humaines et d'éloignement aux fragments forestiers. Nous avons fait l'hypothèse d'une relation forte entre ces deux gradients contraires et la richesse d'espèces de petits mammifères. Nos résultats ne permettent pas de confirmer cette hypothèse.

Un dernier élément d'explication des résultats obtenus pour le taxon de petits mammifères provient de la méthode de piégeage. Les pièges Shermann et Tomahawk fonctionnent avec un aliment attractif qui attire également les animaux domestiques (poules, cochons et chiens) fréquents dans les cacaoyères et dont l'impact sur la qualité du piégeage a été notable, en particulier dans les agroforêts des groupes 3 et 4. La durée du piégeage (6 jour par cacaoyère) a probablement été trop longue, les animaux piégés libérant des hormones de stress dont la rémanence sur plusieurs jours, notamment en l'absence de pluies, peut suffire à tenir éloignés d'autres individus.

V.4.2. Situation de compromis productivité/biodiversité intéressantes pour l'intensification écologique des systèmes de culture du cacaoyer

Les relations précédemment décrites nous permettent d'identifier des situations de type « win-win » pour lesquelles les deux services écologiques (productivité de la culture principale et niveau de biodiversité animale et végétale) sont à des niveaux élevés. Il est intéressant de constater que selon que l'on teste la relation biodiversité/productivité à l'arbre ou la relation biodiversité/productivité à l'hectare, les situations de production les plus intéressantes ne sont pas les mêmes. Ces situations sont identifiées dans les figures 6 à 13 par des cercles rouges.

Le tableau 2 établit la liste des parcelles en situation de compromis « win-win » et tente d'apporter quelques éléments d'interprétation à partir des situations de production particulières de ces parcelles. Dix agroforêts de notre réseau se trouvent en situation de compromis gagnant à la fois pour le niveau de productivité et pour le niveau de biodiversité. Il s'agit des parcelles 2, 3, 4, 6, 14, 23, 25, 26, 31 et 32. La majorité (6) appartient au groupe de structure N°3. Quatre appartiennent au groupe 2 et une seule au groupe 1. Aucune situation « win-win » n'a été identifiée pour les agroforêts du groupe de structure N°4. Le groupe de structure N°3 produit à la fois les meilleurs rendements en cacao et possède la structure la plus éloignée de celle d'une forêt, offrant ainsi un habitat plus proche de la transition (écotone) entre forêt et culture intensive. Ceci le rend susceptible d'attirer à la fois des espèces forestières et de milieux ouverts et explique probablement les plus forts niveaux de diversité-Alpha (nombre d'espèces) observés. Les autres groupes, plus forestiers, hébergent probablement moins d'espèces de milieu ouvert, ce qui les rend moins bio divers au sens de la diversité-Alpha.

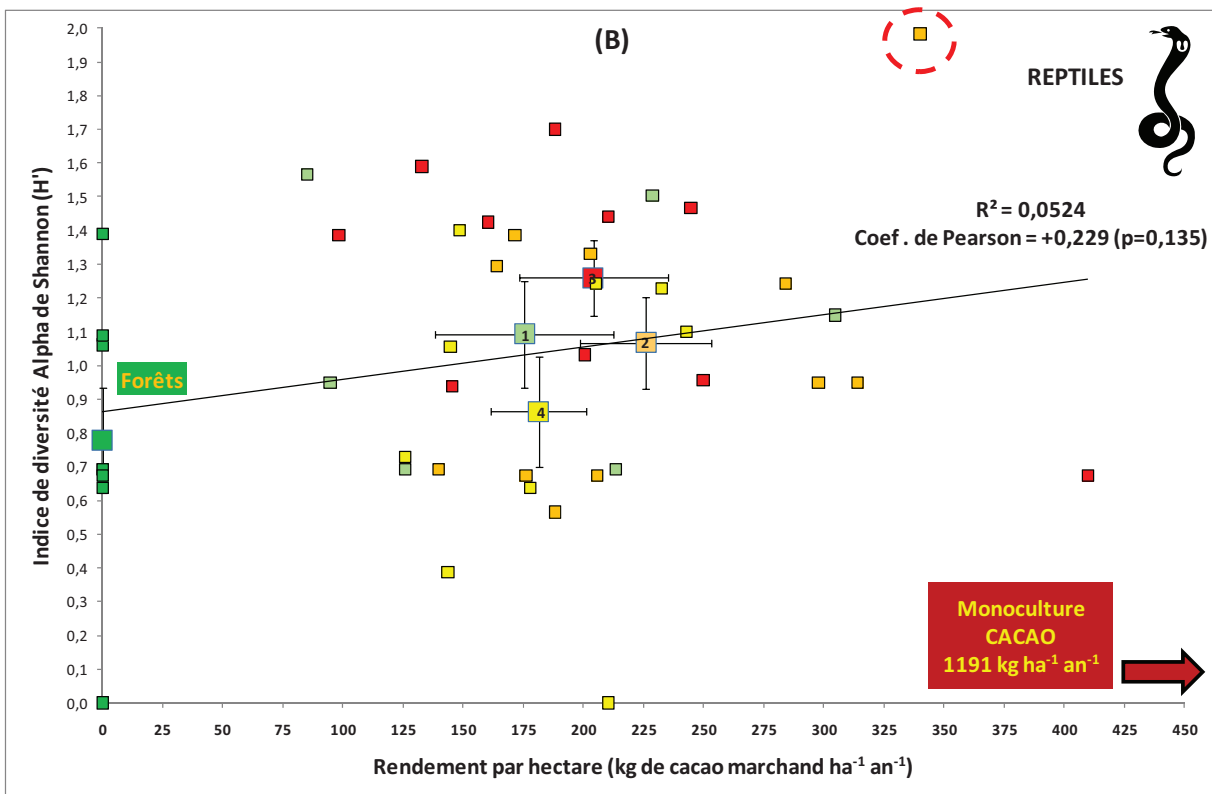
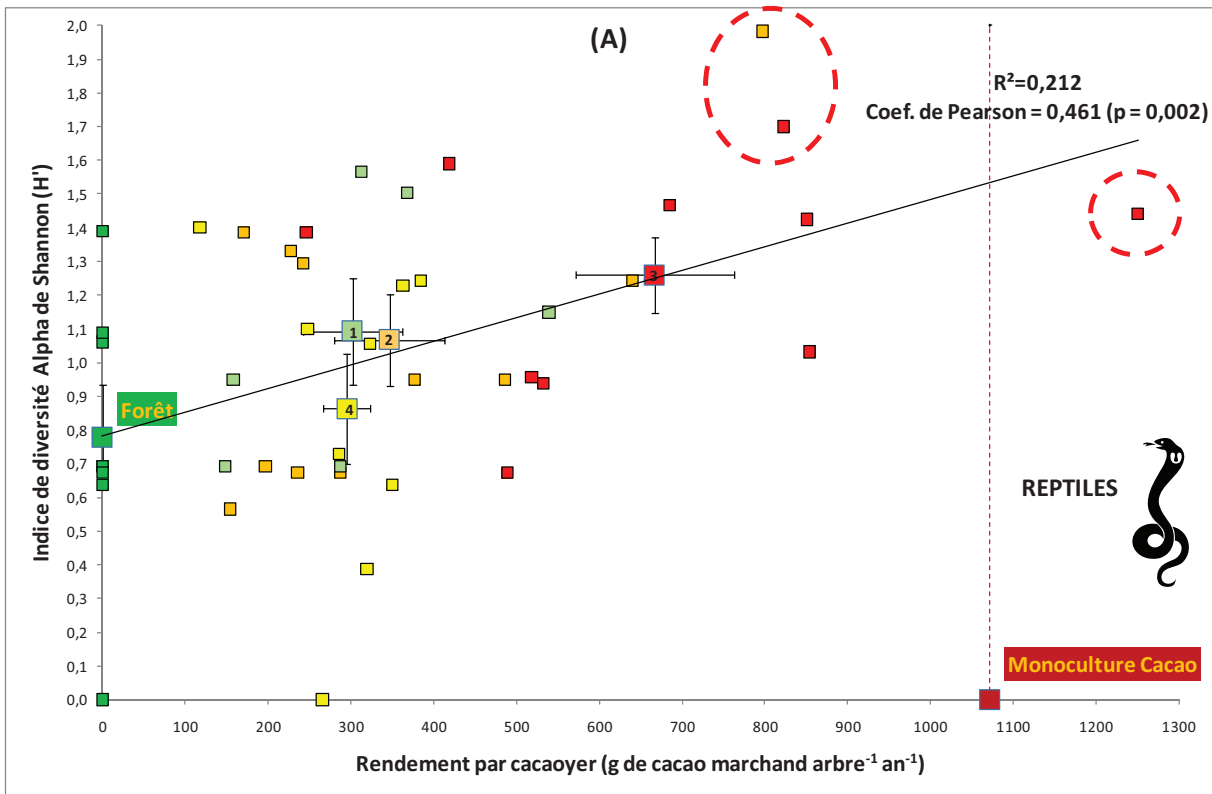


Figure 12. Corrélation positive entre l'indice de diversité de Shannon (H') des Reptiles et la productivité en cacao marchand par cacaoyer (A) ou la productivité en cacao marchand par hectare (B) sur un gradient d'intensité de gestion allant de la forêt à la monoculture de cacaoyers.

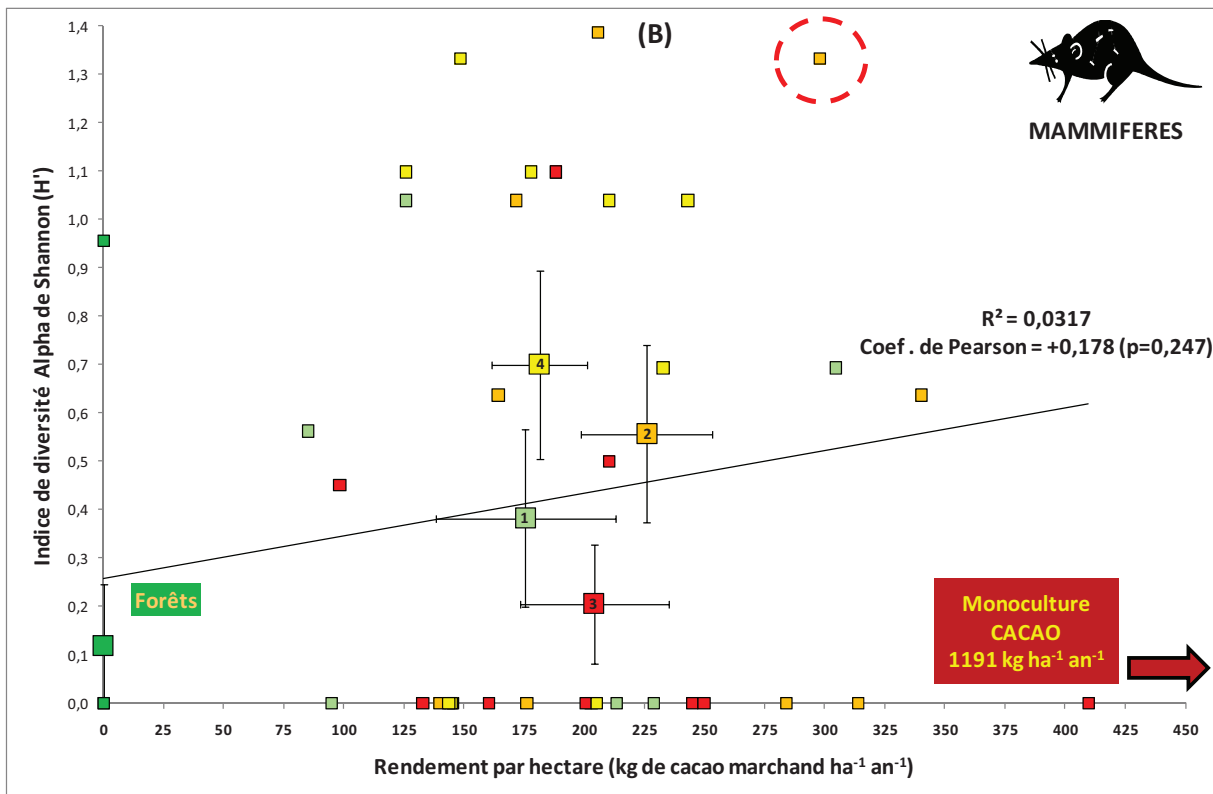
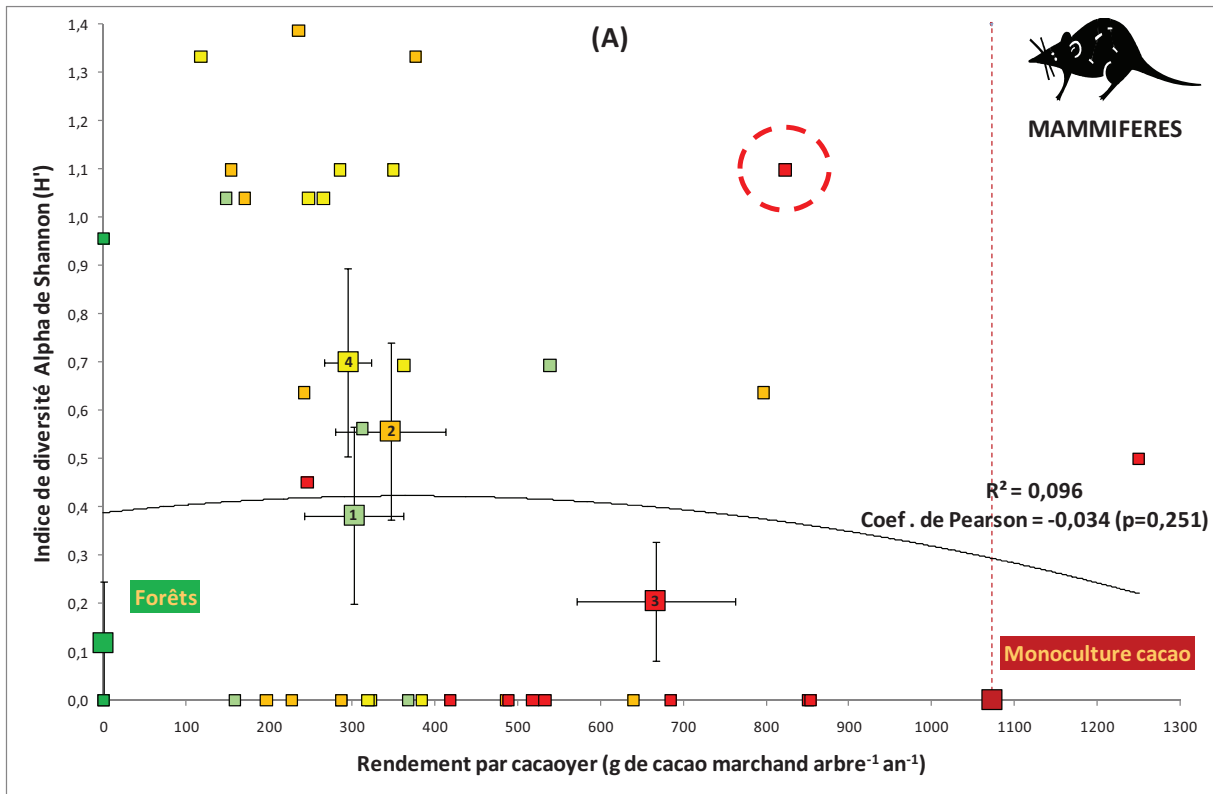


Figure 13. Tendances négative entre l'indice de diversité de Shannon (H') des Mammifères et la productivité en cacao marchand par cacaoyer (A) et positive avec la productivité en cacao marchand par hectare (B) sur un gradient d'intensité de gestion allant de la forêt à la monoculture de cacaoiers.

Taxon	Groupe	Parcelle	Rdt (g/arbre/an)	H'	Rdt (kg/ha/an)
Végétaux associés aux cacaoyers	1	26	539,42*	2,12	304,70**
	3	2	489,06	1,85	409,76**
Epiphytes des cacaoyers	3	31	822,85*	2,45	188,33
	3	2	489,06	1,91	409,76**
	2	23	486,18	1,86	314,07**
	2	25	377,15	2,07	297,83**
Epiphytes des plantes associées aux cacaoyers	3	6	1250,22*	1,95	210,38
	3	4	850,71*	1,86	160,43
	3	31	822,86*	1,95	188,33
	3	2	489,06	2,11	409,76**
	2	23	486,18	1,94	314,07**
	1	26	539,42	2,04	304,70**
Invertébrés du sol	3	6	1250,22*	2,11	210,38
	3	31	822,86*	2,45	188,33
	2	32	797,04*	2,41	340,14**
	2	25	377,15	2,47	297,83**
	2	14	640,18	2,20	284,07**
	2	23	486,18	2,22	314,07**
	1	26	539,42	2,15	304,70**
Invertébrés de la litière	3	6	1250,22*	2,46	210,38
	2	32	797,04*	2,60	340,14**
	3	4	850,71*	2,14	160,43
	3	3	685,29*	2,27	244,75
	1	26	539,42	2,50	304,70
Amphibiens	2	32	797,04*	0,91	340,14**
	2	23	486,18	0,92	314,07**
	2	14	640,18	0,96	284,07**
	2	25	377,15	1,15	297,83**
Reptiles	3	6	1250,22*	1,44	210,38
	3	31	822,86*	1,70	188,33
	2	32	797,04*	1,98	340,14**
Mammifères	2	25	377,15	1,33	297,83**
	3	31	822,86*	1,10	188,33

Tableau 2. Agroforêts en situation de trade-off win-win entre la biodiversité-Alpha de 8 taxons et le rendement en cacao marchand par arbre (*) et/ou par hectare (**).

La majorité de ces dix agroforêts présente une situation « win-win » pour plusieurs taxons, par exemple :

- Agroforêt N°26 (Groupe 1) pour les plantes associées, les épiphytes des plantes associées, les invertébrés du sol et de la litière.
- Agroforêt N°2 (Groupe 3) pour les plantes associées, les épiphytes des plantes associées et des cacaoyers.
- Agroforêt N°32 (Groupe 2) pour les invertébrés du sol et de la litière et pour l'herpétofaune.

Cette première tentative de classification se heurte à la question de la qualité de la biodiversité que l'on souhaite conserver. En effet, souhaite-t-on un grand nombre d'espèces extrêmement communes ou un nombre plus réduit d'espèces rares ou exigeantes en termes d'habitat ?

Si la diversité animale et végétale des systèmes agroforestiers à base de cacaoyers a été largement décrite (Guiracocha *et al.*, 2001 ; Reitsma *et al.*, 2001 ; Harvey *et al.*, 2006b et 2007 ; Correia *et al.*, 2010 ; Deheuvels *et al.*, 2011), elle a toujours été comparée entre écosystèmes positionnés sur un gradient à partir de nombre d'espèces ou de taxons (diversité Alpha). A notre connaissance il n'existe pas d'études comparant des systèmes agroforestiers à base de cacaoyers avec d'autres écosystèmes pour la nature des espèces qui les composent (diversité Beta). Certains auteurs (Reitsma *et al.*, 2001 ; Clough *et al.*, 2011) mentionnent la présence d'espèces endémiques, menacées ou encore ayant des exigences strictement forestières.

Notre contribution à la connaissance de la biodiversité Beta permet de mettre en évidence les différences de compositions entre agroforêts présentant un même nombre d'espèces (une même diversité Alpha). Le tableau 2 illustre ces différences de composition à l'échelle de nos quatre groupes de structure.

Groupes comparés		p-values							
		MAMMIFERES	REPTILES	AMPHIBIENS	EPIPHYTES CACAOYERS	EPIPHYTES PLANTES ASSOCIEES	INVERTEBRES DU SOL	INVERTEBRES DE LA LITIERE	VEGETAUX TERRESTRES
1	2	0,72	0,32	0,16	0,59	0,07	0,05	0,84	0,03
1	3	0,44	0,67	0,05	0,73	0,12	0,14	0,73	0,03
1	4	0,71	0,59	0,41	0,98	0,11	0,07	0,46	0,06
2	3	0,66	0,15	0,01	0,39	0,82	0,00	0,67	0,33
2	4	0,13	0,23	0,24	0,03	0,76	0,35	0,58	0,29
3	4	0,06	0,53	0,01	0,48	0,14	0,02	0,33	0,27

Tableau 2. p-values obtenues par analyse de similitudes (ANOSIM) entre 4 groupes de structure de la végétation pour chacun des taxons étudiés. Les valeurs en rouge sont les plus basses probabilités de similarité de composition d'espèces entre groupes.

Les reptiles et les invertébrés de la litière sont les deux seuls taxons ne présentant aucune différence de composition d'espèces significative. L'analyse de similitude (ANOSIM) met en évidence des différences de composition inter-groupes chez les végétaux terrestres, les épiphytes des végétaux associés aux cacaoyers, les amphibiens et les invertébrés du sol. Les mammifères et les épiphytes des cacaoyers ne présentent de dissimilitudes qu'entre, respectivement, les groupes 3 et 4, et les groupes 2 et 4. Le groupe 1 se démarque de tous les autres pour sa composition en végétaux terrestres associés aux cacaoyers et en épiphytes rencontrés sur ces végétaux associés. Cette particularité, sa forte diversité végétale -Alpha et sa structure comprenant une strate de sous-bois très dense, en font un type d'agroforêt comparable à une forêt secondaire jeune et contrastant fortement avec les trois autres groupes dont la strate de sous bois est soit clairsemée (Groupes 2 et 4), soit mono spécifique (Groupe 3).

Il faudra également progresser dans l'analyse des situations de compromis "win-win" pour identifier les conditions de milieu et de gestion permettant de les obtenir. L'identification des facteurs permettant d'aboutir à ces situations, particulièrement intéressantes pour l'intensification écologique des systèmes de culture agroforestiers tropicaux, devra permettre d'identifier les leviers et marges de manœuvre qui permettront de passer d'une situation à une autre, en fonction des objectifs du producteur et des politiques publiques existantes.

V.5. Conclusions et perspectives

Nos travaux ont donc permis de mettre en évidence :

Qu'il existe une diversité de structure verticale et de composition botanique des agroforêts à base de cacaoyers, observable et caractérisable à partir d'une gamme réduite de 36 agroforêts, comparées à 34 fragments forestiers témoins ;

Que dans cette gamme construite sur la diversité botanique et de structure verticale, le rendement par hectare du cacaoyer, culture principale, n'est pas affecté, mais que le rendement en cacao marchand par cacaoyer montre des variations liées à la structure de la végétation, au niveau d'ombrage correspondant, à la nature des espèces fournissant cet ombrage et très probablement à la qualité des sols et au moindre impact des maladies fongiques ;

Que sur ce gradient de structure et de diversité de la végétation arborée, la richesse spécifique de 8 taxons varie peu mais que leur composition en espèces varie de manière plus marquée.

Que les relations de compromis (trade-offs) entre niveau de productivité en cacao et niveau de biodiversité-alpha existent et peuvent être mises en évidence sur un gradient de structure. La nature et la qualité de ces relations de compromis varient selon le taxon considéré et permettent d'identifier les situations de production offrant les compromis les plus intéressants.

Ces situations de compromis pourraient être mises en avant pour la promotion de systèmes de culture écologiquement intensifs mais avec les précautions suivantes :

En dépit de ces résultats, la composition en espèces forestières des agroforêts est loin d'atteindre les niveaux des écosystèmes forestiers non perturbés. Nous avons rencontré des espèces menacées localement, mais n'avons recensé aucune espèce animale menacée ou sur liste rouge de l'UICN (**Annexe 12**). Seules deux espèces épiphytes figurent sur cette liste et ont été rencontrées dans le groupe en contact étroit avec les fragments forestiers. D'un point de vue strictement écologique, ces dernières informations confirment l'opinion de Clough *et al.* (2011) sur la nécessité de maintenir des zones de forêt en conservation stricte. La valeur de conservation des agroforêts peut prendre des proportions importantes dans les zones basses,

souvent totalement déforestées (Groupe 3), où les agroforêts à base de cacaoyers deviennent alors le seul habitat boisé disponible (Bhagwat *et al.*, 2008).

Les rendements mesurés dans notre gamme d'agroforêts et en particulier dans les dix situations « win-win » identifiées, sont de l'ordre de 350 kg de cacao marchand par hectare et par an, ce qui représente le tiers de ce qu'il est possible d'obtenir à partir de systèmes agroforestiers « rationalisés » et associant jusqu'à 5 espèces en Afrique (Bourgoing and Todem, 2010b) ou en Amérique centrale (Ramirez *et al.*, 2001), pour des densités de cacaoyer à l'hectare de respectivement 972 et 800 pieds de cacaoyer par hectare. Les 36 agroforêts de notre gradient construit sur la diversité et la structure de la végétation présentent des densités moyennes de cacaoyers allant de 364 (Groupe 3) à 693 (Groupe 2) arbres par hectare. La différence essentielle avec les systèmes dits « rationalisés » proposés par la recherche réside dans la variété et la densité des espèces végétales terrestres associées aux cacaoyers dans les systèmes paysans. La qualité des services d'approvisionnement notamment, que fournissent ces agroforêts et la quantification de la production utile du système restent l'un des défis des recherches à venir. La culture familiale du cacaoyer en agroforêts complexes permet, dans certaines des situations de production que nous avons identifiées, de combiner des objectifs agronomiques de rendements en cacao marchand tout à fait acceptables avec des objectifs de conservation de la diversité animale et végétale à valeur patrimoniale.

Quels processus déterminent ces compromis ? Quels leviers pour les faire évoluer et s'orienter vers la prédiction de performances et le pilotage ? Nous ignorons encore quelle peut être l'évolution de l'espace des compromis lorsqu'on prend en compte la productivité globale du système et non plus celle de la seule culture principale.

Enfin, certains auteurs (Power, 2010) s'intéressent aux impacts de la gestion de ces écosystèmes cultivés et au-delà, du paysage qui les entoure, sur les services écologiques fournis par ces systèmes et sur les externalités négatives qu'ils génèrent à différentes échelles. La figure 14 illustre cette approche en représentant les interventions humaines et écologiques sur l'écosystème cultivé et le paysage (encadrés noirs), et leurs conséquences positives (services d'approvisionnement, etc.) et négatives (pollution, perte de biodiversité,...). Elle schématise et résume les récentes approches de type « trade-offs » menées à différentes échelles pour évaluer les compromis entre services.

La question du temps, de la dynamique et de la résilience de ces systèmes, telle que traitée par Rodriguez *et al.* (2006), reste également un domaine inexploré en cacao-culture et les bases conceptuelles proposées par ces auteurs (Figure 15) peuvent constituer un premier pas vers de nouvelles études

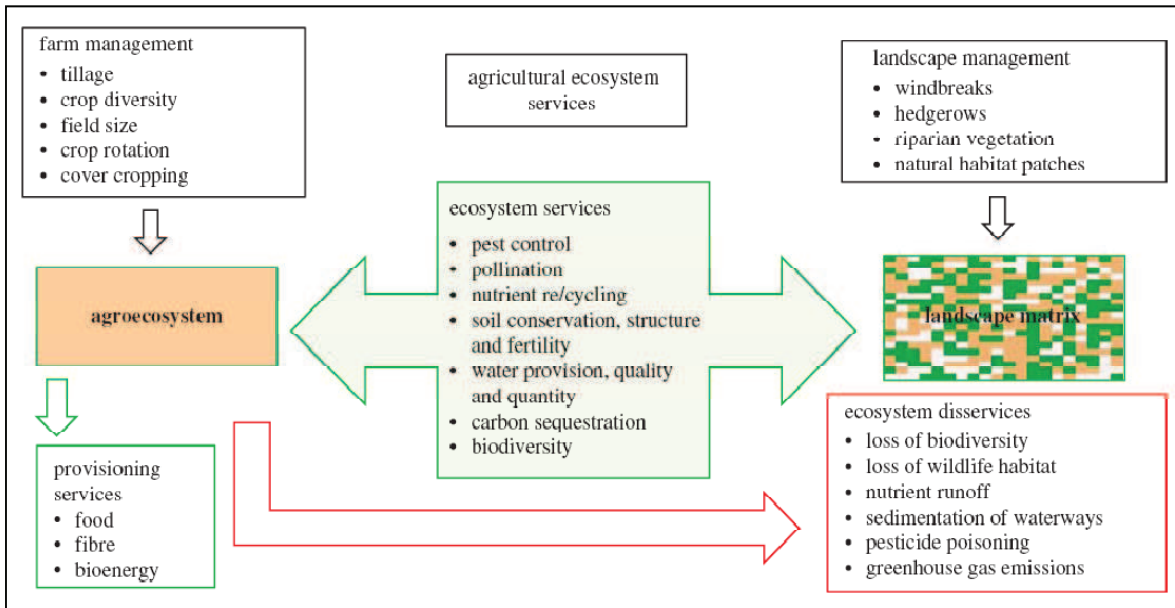


Figure 14. Schématisation des impacts de la gestion de l'écosystème cultivé et de la gestion du paysage sur les flux de services et de d'impacts écosystémiques vers et depuis les écosystèmes cultivés. Source : **Power (2010)**.

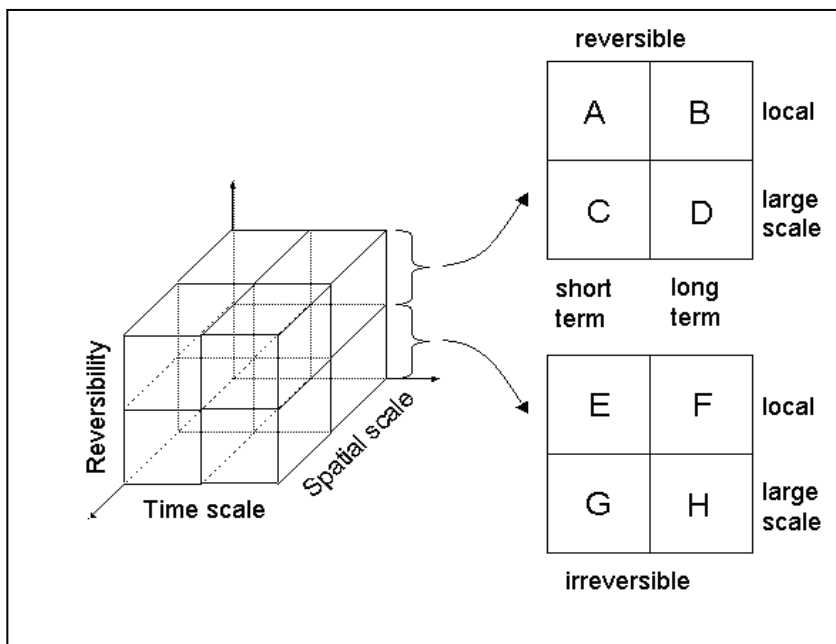


Figure 15. Représentation des degrés de réversibilité de huit services écosystémiques selon les échelles d'espace et de temps auxquelles ils s'appliquent. Source : **Rodriguez et al. (2006)**.

Références

- Aguilar P., Keho Y., Paulin D., N'Kamleu G., Raillard A., Petithuguenin P., Deheuvels O., Gockowski J. 2005. The evolution of areas planted with cocoa in Côte D'Ivoire between 1995 and 2002. In : *14th International Cocoa Research Conference. Proceedings: vers une économie cacaoyère durable : quelles stratégies d'approche ?* Accra, Ghana. Ed. COPAL, p. 1167-1175.
- Ahenkorah, Y., Akrofi, G.S., and Adri, A.K. 1974. The end of the first cacao shade and manurial experiment at the Cacao Research Institute of Ghana. *J. Hort. Sci.* 49: 43–51
- Alary, V. 1996. Incertitude et prise de risque en période d'ajustement. Le comportement des producteurs de cacao du Cameroun avant et après 1994. Thèse de doctorat : Université de Paris I Sorbone (France).
- Alexander, I.J. 1986. Systematics and ecology of ectomycorrhizal legumes. In : *Advances in Legume Biology*, ed. Stirton, C.H. and Zarucchi, J.L., 067-625. Monographs in Systematic Biology of the Missouri Botanical Garden, St Louis.
- Alger, K., 1998. The Reproduction of the Cocoa Industry and Biodiversity in Southern Bahia, Brazil. <http://www.bdt.org.br/bdt/iesb>
- Allen, J.B. 1982. Collecting wild cocoa at its centre of diversity. In : proceedings of the eighth International Cocoa Reserach Conference, Cartagena, Colombia, 655-62. London, COPAL.
- Alves, M.C., 1990. The role of cacao plantations in the Conservation of the Atlantic Forest of Southern Bahia, Brazil. MSc thesis, Univ. Florida, Gainesville
- Alvim, P. de T. 1967. Ecophysiology of the cacao tree. In : *Conf. Int. sur les Recherches Agronomiques Cacaoyères, Abidjan 1965* : 23-35.
- Alvim, P. de T. and Seeschaaf, K.W. 1968. Die back and death of cacao trees caused by a new species of parasitic tree. *Nature*, 219 (5161), 1386, London.
- Ameyaw-Oduro, C., Osei-Bonsu, K. and Tetteh, J.P. 2005. Traditional cocoa agroforestry: 2. Indigenous selection criteria for shade trees on cocoa farms in a typical cocoa growing district in Ghana. In: Proceedings 14th international cocoa research conference, COPAL, Lagos, Nigeria, pp 515–522.
- Anderson, J. M. and Ingram, J.S.I., 1993. Tropical Soil Biology and Fertility: a handbook of methods, 2^a ed. Anderson, and Ingram, eds. CAB International, Wallingford, 249 pp.

- Andrews, R.M. 1979. Evolution of life histories : a comparison of Anolis lizards from matched islands and mainland habitats. *Brevoria* N°454. Cambridge, Mass. : Museum of comparative Zoology, Harvard University.
- Arevalo, B.,M., DeClerck, F., Deheuvels, O., Delgado, D. and Velasquez Masariegos, S. 2011. The influence of habitat complexity and landscape context on the biodiversity conservation value of cacao agroforests in Waslala, Nicaragua. Quito, Ecuador Biodiversity friendly cacao: creating a certification. <http://www.maqui.org/>
- Asare, R. 2005. Cocoa agroforests in West Africa. A look at activities on preferred trees in the farming systems. Ed. Forest and Landscape, Denmark, 89 pp. ISBN 87-7903-191-9
- ASB, 2000. Alternatives to slash-and-burn: Summary report and synthesis of phase II in Cameroon. ASB Co-ordination Office, ICRAF-Nairobi. 72 pp.
- Assiri A.A., Deheuvels O., Kébé B.I., Petithuguenin P. 2005. Techniques paysannes de réhabilitation cacaoyère en Côte d'Ivoire. *In* : *14th International Cocoa Research Conference. Proceedings : vers une économie cacaoyère durable : quelles stratégies d'approche ?* Accra, Ghana. Ed. COPAL, Lagos. p. 1151-1156.
- Assiri, A.A., Yoro, G. R., Deheuvels, O., Kébé, B.I., Kéli, Z.J., Adiko, A. and Assa, A. 2009. The agronomic characteristics of the cacao (*Theobroma cocoa* L.) orchards in Cote d'Ivoire. *Journal of Animal and Plant Science*, 2(1) : 55-66.
- Aumeeruddy, Y. and Sansonnens, B., 1994. Shifting from Simple to Complex Agroforestry Systems : an example for buffer zone management from Kerinci (Sumatra, Indonesia). *Agroforestry Systems*. 28, 113-141.
- Avelino, J., Zelaya, H., Merlo, A., Pineda, A., Ordoñez, M. and Savary, S., 2006. The intensity of a coffee rust epidemic is dependent on production situations. *Ecological modelling* 197: 431–447
- Balmford, A; Green, R.E., Scharlemann, J.P.W. 2005. Sparing land for Nature: exploring the potential impacts of changes in agricultural yield on the area needed for crop production. *Glob. Change. Biol.*, 11: 1594-1605.
- Barnett *et al.* 2000. See Schorth *et al.* p 251
- Baudron, F. 2011. Agricultural intensification-Saving space for wildlife? Thesis, Wageningen University, Wageningen (NL). 244 p.
- Beer, J., Muschler, R., Kass, D. and Somarriba, E. 1998. Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry Systems* 38: 139–164

- Beer, J., Harvey, C., Ibrahim, M., Harmand, J.M., Somarriba, E. and Jimenez, F., 2003. Environmental services of agroforestry systems. *Agroforestería en las Américas* (10) 37–38: 80-87
- Beier P., Noss R.F. 1998. *Do habitat corridors provide connectivity ?* Conservation Biology, 12 : 1241-1252
- Bentley, J.W., Boa, E. and Stonehouse, J. 2004. Neighbor trees: shade, intercropping and cacao in Ecuador. *Hum. Ecol.*, 32(2): 241–270.
- Bhagwat, S.A., Willis, K.J., Birks, H.J.B., Whittaker, R.J. 2008. Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? *Trends Ecol Evol.*, 23: 261-267.
- Bisseleua, D.H.B., Missoup, A.D. and Vidal, S. 2009. Biodiversity Conservation, Ecosystem Functioning, and Economic Incentives under Cocoa Agroforestry Intensification. *Conservation Biology*, 23, 1176-1184.
- Bobo, S.K., Waltert, M., Sainge, N.M., Njokagbor, J., Fermon, H. and Muhlengerg, M. 2006. From forest to farmland: species richness patterns of trees and understorey plants along a gradient of forest conversion in Southwestern Cameroun. *Biodivers Conserv* 15:4097–4117.
- Bockstaller, C., Guichard, L., Makowski, D., Aveline, A., Girardin, P. and Plantureux, S. 2008. Agri-environmental indicators to assess cropping and farming systems. A review. *Agron. Sustain. Dev.*, 28: 139–149.
- Bonaparte, E.E. 1975. Yield gradients in cocoa (*Theobroma cacao* L.) shade and fertilizer experiments. *Acta Horticulturae* 49: 251–257.
- Borkent, A., 2008. Procedimiento para preparar láminas fijas de Ceratopogonidae, in: InBio - Protocolos para Ceratopogonidae. <http://www.inbio.ac.cr>.
- Bourgoing, R. et Todem, H. 2010a. Association du cacaoyer avec le Palmier ou le Cocotier. Systèmes innovants en cacao-culture. Création d'une nouvelle parcelle sur jachère ou savane. Guide technique. Ed. Cirad, Irad, 83 pp.
- Bourgoing, R. et Todem, H. 2010b. Association du cacaoyer avec les fruitiers. Systèmes innovants en cacao-culture. Création d'une nouvelle parcelle sur jachère ou savane. Guide technique. Ed. Cirad, Irad, 111 pp.
- Braudeau, J. 1969. Le cacaoyer. Ed. G.P. Maisonneuve et Larose, pp. 304.
- Breman H. and de Wit, C.T. 1983. Rangeland productivity and exploitation in the Sahel. *Science* 221:1341–47

- Burley J. and von Carlowitz P. 1984. Multipurpose Tree Germplasm. *International Centre for Research in Agroforestry*, Nairobi, Kenya, 298 pp
- Canacacao. 2008. Website : <http://www.canacacao.org/estadisticas/nacionales/>. Accessed on 20/01/2010.
- Carrillo, E., Wong, G., and Sáenz, J.C., 1999. Mamíferos de Costa Rica. Ed. INBio (San José, Costa Rica).
- Cheatham, M. R., Rouse, M. N., Esker, P. D., Ignacio, S., Pradel, W., Raymundo, R., Sparks, A. H., Forbes, G. A., Gordon, T. R., and Garrett, K. A., 2009. Beyond Yield: Plant Disease in the Context of Ecosystem Services. *Phytopathology* (99) 11 : 1228-1236.
- Chevalier, A. 1906. Les exigences naturelles du cacaoyer. *Journal d'Agriculture Tropicale*. p. 319
- CIFOR. 2004. Beef exports fuel loss of Amazonian Forest. *CIFOR News Online*, Nb 36.
- Clergue, B., Amiaud, B., Pervanchon, F., Lasserre-Joulin, F., and Plantureux, S. 2005. Biodiversity: function and assessment in agricultural areas. A review. *Agron. Sustain. Dev.*, 25: 1–15
- Clough, Y., Faust, H. and Tschardt, T. 2009. Cacao boom and bust: sustainability of agroforests and opportunities for biodiversity conservation. *Conservation Letters* 2 : 197–205.
- Clough, Y., Barkmann, J., Jührbandt, J., Kessler, M., Cherico Wanger, T., Anshary, A., Buchori, D., Ciczuzza, D., Darras, K., Dwi Putra, D., Erasmi, S., Pitopang, R., Schmidt, C., Schulze, C.H., Seidel, D., Steffan-Dewenter, I., Stenchly, K., Vidal, S., Weist, M., Wielgoss, A.C. and Tschardt, T. 2011. Combining high biodiversity with high yields in tropical agroforests. *PNAS*, 108(20): 8311-8316.
- Correia, M., Diabate, M., Beavogui, P., Guilavogui, K., Lamanda, N. and de Foresta, H. 2010. Conserving forest tree diversity in Guinée Forestière (Guinea, West Africa): the role of coffee-based agroforests. *Biodiversity and Conservation*, 19: 1725-1747.
- Cotta, M.K., Gonzalves-Jacovine, L.A., Valverde, S.R., de Paiva, H.N., Virgens-Filho, A.C., da Silva, M.L., de Almeida, C.M.V.C., Muller, M.W., da Gama-Rodríguez, A.C., da Gama-Rodríguez, E.F., Soares, C.S., Campos-Crespo, L.E., Famaye, A.O., Adeyemi, E.A., Olaiya, A.O. 2006. Análise económica do consorcio seringueira—cacao para geracao de certificados de emissões reduzidas. *Revista Arbore* (Brasil) 30(6): 969–979.
- Crist, T.O., Veech, J.A., Gering, J.C., and Summerville, K.S.. 2003. Partitioning Species Diversity across Landscapes and Regions: A Hierarchical Analysis of α , β , and γ Diversity. *The American Naturalist*, 162 (6): 734-743.

- Dahlquist, R.M., Whelan, M.P., Winowiecki, L., Polidoro, B., Candela, S., Harvey, C.A., Wulfhorst, J.D., McDaniel, P.A., Bosque-Pérez, N.A., 2007. Incorporating livelihoods in biodiversity conservation: a case study of cacao agroforestry systems in Talamanca, Costa Rica. *Biodivers Conserv* 16 : 2311–2333
- de Almeida, C.M.V.C., Muller, M.W., Gama-Rodríguez, A.C., de Gama-Rodríguez, E.F., Soares, C.S. and Campos-Crespo, L.E. 2006. Estudo de caso sobre sistema agroflorestal cacauero x pupunheira no município de Buritis, Rondonia, Brasil. *In*: Montoya Vilcahuamán, L.J., Ribaski, J. y Machado, A.M.B. (eds), *Sistemas agroflorestais e desenvolvimento con protecao ambiental: praticas e tecnologias desenvolvidas*. EMBRAPA Florestas, Colombo, Paraná, Brasil, pp 151–161.
- de Almeida, A.A.F. and Valle, R.R. 2007. Ecophysiology of the cacao tree. *Braz. J. Plant. Physiol.*, 19(4): 425–448.
- Deheuvels, O., Drogué, S. 2002. Qualité et rentabilité : étude de la production cacayoère paysanne en Equateur. *In* : *L'avenir des cultures pérennes, investissement et durabilité en zones tropicales humides, 5-9 novembre 2001, Yamoussoukro, Côte d'Ivoire*. Eds. Assamoi Yapo Robert, Burger Kees, Nicolas Dominique, Ruf François, De Vernou Patrice.
- Deheuvels O., Assiri A.A., Flori A., Petithuguenin P., Kébé B.I. 2003. Planting and replanting techniques among Ivorian cocoa smallholders. *In* : *14th International Cocoa Research Conference, 13-18 October 2003, Accra, Ghana*.
- Deheuvels, O., Assiri, A.A., Petithuguenin, P., Kébé, B.I., Flori, A. 2005. Production cacayoère en Côte d'Ivoire : état actuel du verger et pratiques paysannes. *In* : *14th International Cocoa Research Conference. Proceedings: vers une économie cacayoère durable : quelles stratégies d'approche ?* Accra, Ghana. Ed. COPAL, p. 1157-1175.
- Deheuvels, O. 2007. Dynamiques de plantation - replantation cacayoères en Côte d'Ivoire : comparaison de choix techniques avec Olympe. *In* : Penot Eric (ed.), Deheuvels Olivier (ed.). *Modélisation économique des exploitations agricoles : modélisation, simulation et aide à la décision avec le logiciel Olympe*. Paris : L'Harmattan, p. 49-61.
- Deheuvels O., Dubois A., Avelino J., Malézieux E. 2007b. Agricultural practices and biodiversity in cocoa production landscapes. *In* : *Second International Symposium on Multi-Strata agroforestry systems with perennial crops: Making ecosystem services count for farmers, consumers and the environment, September 17-21, 2007 Turrialba, Costa Rica*. http://web.catie.ac.cr/cd_multiestrata/Poster/session2/Agricultural_practices.pdf

- Deheuvels O., Xavier-Rousseau Guillaume, Somarriba E., Rodriguez Arias I. 2010a. Macrofauna communities as a soil quality indicator in cocoa-based agroforest and primary forest patches of Talamanca, Costa Rica. In : eds Jean-Claude Bertrand, Anne Bonis, Thierry Caquet, Alain Franc, Eric Garnier, Isabelle Olivieri, Christophe Thébaud, Jacques Roy. *Premier Colloque national d'écologie scientifique, Montpellier, 2-4 septembre 2010*. p. 284.
- Deheuvels, O., Somarriba, E. and Malézieux, E. 2010b. Structure of cocoa-based agroforestry systems and their productivity in Talamanca, Costa Rica. *Proceedings of Agro 2010 : the XIth ESA Congress, August 29th - September 3rd, 2010, Montpellier, France*.
- Deheuvels O., Avelino, J., Soto Quiroga G., Decker M., Cesar Bravo J., Cerda R., Xavier-Rousseau G., Somarriba E. and Malezieux E. 2010c. The influence of the structure of Cocoa-based Agroforestry Systems on Ecological Services in Talamanca, Costa Rica. In : 6th Conference Henry A. Wallace : Agrobiodiversity in Mesoamerica, from genes to landscapes. C.A.T.I.E., Costa Rica.
- Deheuvels O., Soto Quiroga G., Decker M., Cesar Bravo J., Cerda R., Xavier-Rousseau G., Somarriba E. and Malezieux E. 2010d. The influence of the structure of Cocoa-based Agroforestry Systems on Biodiversity Conservation in Talamanca, Costa Rica. In : the 2010 International meeting of the Association for Tropical Biology and Conservation. <http://atbc2010.org/index.html>
- Deheuvels, O., Avelino, J., Somarriba, E. and Malézieux, E., 2011. Vegetation structure and productivity in cocoa-based agroforestry systems in Talamanca, Costa Rica. *Agric. Ecosyst. Environ.*, doi: 10.1016/j.agee.2011.03.003
- De Wit, C. T. 1982. La productivité des pâturages sahéliens. In: *La Productivité des Pâturages Sahéliens - Une Etude des Sols, des Végétations et de l'Exploitation de cette Ressource Naturelle* (Ed. by F. W. T. Penning de Vries and M. A. Djiteye) pp. 22-35, Pudoc, Wageningen
- Dubón, A. and Sánchez, J.A.. 2007. Economics of the use of broad leaf, tropical, timber tree species for shade in cacao plantations. FHIA, 19 pp.
- Ducourtieux, O. 2005. Agriculture d'abattis-brûlis et élimination de la pauvreté : un problème complexe. Rapport projet de thèse, 28p.
- ED&F Man. 2007. www.edfman.com, accessed 20/06/2007.
- Ekenade, O. and Egbe, N.E. 1990. An analytical assessment of agroforestry practices resulting from interplanting cacao and kola on soil properties in South-Western Nigeria. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 30(3-4): 337-346.

- Elmqvist, T. C., Folke, M., Nyström, G., Peterson, J., Bengtsson, B., Walker, and J. Norberg. 2003. Response diversity, ecosystem change, and resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment* 1:488-494.
- Enriquez, G. A., and Soria, J. V. 1967. Cacao cultivar register. IICA, Turrialba, Costa Rica.
- Enríquez, G.A., Brenes, O. and Delgado, J.C. 1981. Desarrollo e impacto de la moniliasis del cacao en Costa Rica. *Proceedings of the Eighth International Cocoa Research Conference*. Cartagena, Colombia. Ed. FEDECACAO.
- Ewers, R.M., Scharlemann, J.P.W., Balmford, A. And Green, R.E. 2009. Do increases in agricultural yield spare land for Nature? *Glob. Change. Biol.*, 15: 1716-1726.
- Famaye, A.O., Adeyemi, E.A. and Olaiya, A.O. 2005. Spacing trials in cocoa/kola/citrus intercrop. *In*: Proceedings 14th international cocoa research conference, COPAL, Lagos, Nigeria, pp 501–504.
- Fisher, R.A., A.S. Corbet, and C.B. Williams. 1943. The relationship between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 12: 42-58.
- Fischer, J. *et al.* 2008. Should agricultural policies encourage land sparing or wildlife-friendly farming? *Front. Ecol. Environ.*, 6: 380-385.
- Food and Agriculture Organization (FAO). 2007. Agriculture and Consumer Protection Department. Rome, Italy Available from <http://www.fao.org/ag/ca/> (Accessed August 2011).
- Franzen, M. and Borgerhoff Mulder, M., 2007. Ecological, Economic and Social Perspectives on Cocoa Production Worldwide. *Biodivers Conserv* 16 : 3835–3849
- Freeman, G. H. 1964. Present nursery and establishment methods for cocoa in Western Nigeria. *Ann. Rep. W. Afr. Cocoa Res. Inst.* (Nigeria) 1962-63 : 13-24.
- Fundación Hondureña de Investigación Agrícola (FHIA). 2004. Guía técnica. Cultivo de cacao bajo sombra de maderables o frutales. Ed. FHIA, UE. 23 pp.
- Gidoin C., Avelino J., Cilas C., Deheuvelds O., Ngo Bieng M.A. 2010. Spatial pattern analyses of cocoa (*Theobroma cacao*) agroforests in the Talamanca region, Costa Rica. *In* : Wery Jacques (ed.), Shili-Touzi I. (ed.), Perrin A. (ed.). *Proceedings of Agro 2010 : the XIth ESA Congress, August 29th - September 3rd, 2010, Montpellier, France*. p. 277-278.
- Gockowski, J.J. and Dury, S. 1999. The economics of cocoa-fruit agroforests in Southern Cameroon. *In*: Jiménez, F. and Beer J. (eds) *Multi-strata Agroforestry Systems with Perennial Crops*, Turrialba, CATIE. Pp : 239-241.

- Gockowski, J., Weise, S., Sonwa, D., Tchtat, M. and Ngobo, M. 2004. Conservation because it pays : shaded cocoa agroforests in West Africa. *In* : « Theobroma Cacao: Ancient Crop, Medicinal Plant, Surprising Future Symposium », Feb. 10, 2004. National Academies, Washington, DC. 29 pp.
- Gockowski, J. and Sonwa, D., 2010. Cocoa Intensification Scenarios and Their Predicted Impact on CO2 Emissions, Biodiversity Conservation, and Rural Livelihoods in the Guinea Rain Forest of West Africa. *Environmental Management*. DOI 10.1007/s00267-010-9602-3
- Gómez-Pompa, A., Salvador Flores, J. and Aliphat Fernández, M. 1990. The Sacred Cacao Groves of the Maya. *Latin American Antiquity*, 1 (3): 247-257.
- Guiracocha, G., Harvey, C., Somarriba, E., Krauss, U. and Carrillo, E., 2001 Conservacion de la Biodiversidad en Sistemas Agroforestales con Cacao y Banano en Talamanca, Costa Rica. *Agroforesteria en las Americas* (8) 30 : 7–11.
- Gupta, R., Hobbs, P.R., Sayre, Ken. 2007. The role of conservation agriculture in sustainable agriculture. The Royal Society. Pg. 1-13.
- Hanak Freud, H., Petithuguenin, P. et Richard, J. 2003. Les champs du cacao. Un défi de compétitivité Afrique-Asie. Ed. Karthala, 210 pp.
- Hartemink, A.E. 2005. Nutrient stocks, nutrient cycling and soil changes in cocoa ecosystems: a review. *Adv. Agron.*, 86: 227–253.
- Harvey, C.A., Alpizar, F., Chacón, M. and Madrigal, R. 2005. Assessing linkages between agriculture and biodiversity in Central America. Historical overview and future perspectives. Ed. The Nature Conservancy (TNC), San José, Costa Rica. 140 p.
- Harvey, C.A., Sinclair, F.L., Sáenz, J., Ibrahim, M., Villanueva, C., Gómez, R., López, M., Montero, J., Medina, A., Sánchez, D., Vílchez, S. and Hernández, B. 2006a. Opportunities for conserving biodiversity within agricultural landscapes in Central America: lessons from the FRAGMENT project. *In* : Henry A. Wallace/ Inter-American Scientific Conference Series, p. 21–26.
- Harvey, C.A., Gonzalez, J. and Somarriba, E. 2006b. Dung beetle and terrestrial mammal diversity in forests, indigenous agroforestry systems and plantain monocultures in Talamanca, Costa Rica. *Biodiversity and Conservation*, 15:555–585.
- Harvey, C.A. and Gonzalez Villalobos, J.A. 2007. Agroforestry systems conserve species-rich but modified assemblages of tropical birds and bats. *Biodivers Conserv.*, 16: 2257–2292.

- Harvey, C.A., Komar, O., Chazdon, R., Ferguson, B.G., Finegan, B., Griffith, B.D., Martinez-Ramos, M., Morales, H., Nigh, R., Soto-Pinto, L., Van Breugel, M. and Wishnie, M. 2008. Integrating Agricultural Landscapes with Biodiversity Conservation in the Mesoamerican Hotspot. *Conservation Biology*, 22 (1): 8–15
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J. and Wardle, D.A. 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3-35.
- Herrera, W., 1985. Clima de Costa Rica. Editorial UNED. San José, Costa Rica. 117 pp.
- Hervé, B.D. and Vidal, S. 2008. Plant biodiversity and vegetation structure in traditional cocoa forest gardens in southern Cameroon under different management. *Biodivers Conserv* 17: 1821–1835.
- Herzog, F. 1994. Multipurpose shade trees in coffee and cocoa plantations in Côte d'Ivoire. *Agrofor. Syst.*, 27: 259–267.
- Hidalgo Herrera, C. 2007. “Reconocimiento de la especificidad de los Pueblos Indígenas, en la aplicación de la Ley Contra la Violencia Doméstica a la luz del Convenio 169 de la O.I.T: mujeres cabécares y bríbris de Talamanca”. Tesis para optar para el grado de Licenciatura en Derecho, UCR, San José, Costa Rica. 308 pp.
- Holdridge, L. R., Grenke, W. G., Hatheway, W. H., Liang, T, and Tosi, J. J. A., 1971. Forest environments in tropical life zones: a pilot study. Pergamon Press, New York.
- Hunter, M. L. Jnr. And Gibbs, J.P. 2007. Fundamentals of Conservation Biology. (3rd Ed.). Massachusetts, U.S.A.: Blackwell Publishing Ltd. 497 p.
- Huston, M. A. 1996. *Biological Diversity: The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press: New York, NY. 681 pp.
- Hutcheon, W.F. 1976. Photosynthesis of cocoa : photosynthesis in relation to the light and plant nutrient status. *Rep. Cocoa Research Institute of Ghana, 1973-74* : 186-188.
- ICCO. 2011. Quarterly Bulletin of Cocoa Statistics, Vol. XXXVII, No. 2, Cocoa year 2010/11. Published: 02-06-2011. Accessed : 22-09-2011. <http://www.icco.org>.
- Illian, J., Penttinen, A., Stoyan, H. and Stoyan, D. 2008. *Statistical analysis and modelling of spatial point patterns*. Wiley Series in Statistics in practice.

- Inaforesta. 2011. A worldwide bibliographic data base on the relationships between cocoa, shade trees, forests and the environment. [http:// biblioteca.catie.ac.cr/inaforesta](http://biblioteca.catie.ac.cr/inaforesta). Accessed 05/05/2011.
- INPE. 2005. The INPE deforestation figures for Brazil were cited on the [WWF Website](#) in April 2006.
- Instituto Meteorologico Nacional (IMN), 2010. <http://www.imn.ac.cr>
- IUSS Working Group WRB. 2006. World reference base for soil resources 2006: World Soil Resources Reports No. 103 FAO, Rome.
- Izac, A.-M. and Sanchez P. A. 2001. Towards a natural resource management paradigm for international agriculture: the example of agroforestry research, *Agricultural Systems*, 69: 5–25.
- Jagoret, P., Bouambi, E., Menimo, T., Domkam, I. and Batomen, F. 2008. Analyse de la diversité des systèmes de pratiques en cacaoculture. Cas du Centre Cameroun. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.*, 12(4), 367-377.
- Jagoret, P., Ngogue, H.T., Bouambi, E., Battini, J.L. and Nyassé, S. 2009. Diversification des exploitations agricoles à base de cacao au Centre Cameroun : mythe ou réalité ? *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 13(2) : 271-280
- Jagoret, P., Michel-Dounias, I. and Malézieux, E. 2011. Long term dynamics of cocoa agroforests : a case study in central Cameroun. *Agroforestry Systems*, 81: 267–278
- Janos, D.P. 1980. Vesicular-arbuscular mycorrhizae affect lowland tropical rain forest plant growth. *Ecology*, 61 : 151-162.
- Janson, C.H. 1983. Adaptation of fruit morphology to dispersal agents in a neotropical forest. *Science*, 219 :187-189.
- Johansson, D. 1974. Ecology of vascular epiphytes in west African rain forest. *Acta Phytogeogr. Suec.* 59: 1-136.
- Johns, N.D. 1999. Conservation in Brazil's chocolate forest: the unlikely persistence of the traditional cocoa agroecosystem. *Environmental Management*, 23 : 31-47.
- Jumelle, H. 1900. Le cacaoyer, sa culture et son exploitation dans tous les pays de production. Paris.
- Karki, S. 2002. Community involvement and management of forest fires in South East Asia. Project FireFight South East Asia. <http://www.fao.org/forestry/17649-086b69f51b9bdb4ae39e32be08d52c1f5.pdf>. Retrieved 2009-02-13

- Kessler, M., Abrahamczyk, S., Bos, M., Buchori, D., Putra, D.D., Gradstein, S.R., Hohn, P., Kluge, J., Orend, F., Pitopang, R., Saleh, S., Schulze, C.H., Sporn, S.G., Steffan-Dewenter, I., Tjitrosoedirdjo, S.S. and Tschardtke, T. 2011. Cost-effectiveness of plant and animal biodiversity indicators in tropical forest and agroforest habitats. *Journal of Applied Ecology*, 48: 330-339.
- Kolade, J.A. 1986. Influence of different densities of cocoa and oil palm on yield performances of cocoa. *Turrialba*, 36(3): 345–353.
- Krauss, U. and Soberanis, W. 2001. Biocontrol of Cocoa Pod Diseases with Mycoparasite Mixtures. *Biological Control*, 22 : 149–158.
- Krauss, U. and Soberanis, W., 2002. Effect of fertilization and biocontrol application frequency on cocoa pod diseases. *Biological Control* 24: 82–89
- Krauss, U., ten Hoopen, G.M., Hidalgo, E., Martínez, A., Stirrup, T., Arroyo, C., García, J. and Palacios, M. 2006. The effect of cane molasses amendment on biocontrol of frosty pod rot (*Moniliophthora roreri*) and black pod (*Phytophthora* spp.) of cocoa (*Theobroma cacao*) in Panama. *Biological Control*, 39 : 232–239.
- Lamanda N., Deheuvels O., Wery J. 2010. Agroforestry systems : how to conciliate production and biodiversity conservation ? In: *Premier Colloque national d'écologie scientifique, Montpellier, 2-4 septembre 2010* - Session 05: Biodiversité, fonctionnement et services dans les écosystèmes terrestres. Eds Jean-Claude Bertrand, Anne Bonis, Thierry Caquet, Alain Franc, Eric Garnier, Isabelle Olivieri, Christophe Thébaud, Jacques Roy. p. 33.
- Lavelle, P., Senapati, B. and Barros, E., 2003. Soil macrofauna. In: G. Schroth and F.L. Sinclair (eds). *Trees, Crops and Soil Fertility*. CABI Publishing, Wallingford, pp. 303-304.
- Laycock, D.H. 1945. Preliminary investigations into the function of endotrophic mycorrhizae of *Theobroma cacao*, L. *Tropical Agriculture* (Trinidad), 22 : 77-80
- Leakey, R., Tchoundjeu, Z., Schreckenberg, K., Shackleton, S.E. and Shackleton, C.M., 2005. Agroforestry Tree Products: Targeting Poverty Reduction and Enhanced Livelihoods. *Int. Journ. of Agri. Sust.*, 3: 1: 1-23.
- Legendre, P., Legendre, L. 1998. Numerical ecology. 2nd ed. Elsevier, Amsterdam, pp. 853.
- Lemée, G. 1955. Influence de l'alimentation en eau et de l'ombrage sur l'économie hydrique et la photosynthèse du cacaoyer. *Agr. Trop.*, 10 (5), 592.
- Leston, D. 1970. Entomology of the cocoa farm. *Annual Review of Entomology*, 15 :273-294.

- Malézieux E., Laurans M., Deheuvels O., Lamanda N. 2007. Linking biodiversity and sustainability in agroecosystems : The case of agroforestry systems in the humid tropics. *In*: *Ecological Complexity and Sustainability: Challenges and Opportunities for 21st-Century's Ecology*, May 22-27, 2007. EcoSummit 2007, Beijing, China. p. 74-75.
- Malézieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., de Tourdonnet, S. and Valantin-Morison, M. 2008. Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agron. Sustain. Dev.*, 29(1) : 43-62.
- Malézieux, E., Deheuvels, O., Jagoret, P., Lamanda, N., Michel, I. 2009. How can agronomy deal with agroforests? *In*: *Book of abstracts of the 2nd World Congress of Agroforestry, 23-28 August 2009, Nairobi, Kenya : Agroforestry, the future of global land use*. p. 50.
- Malézieux, E. 2011. Designing cropping systems from nature. *Agronomy for Sustainable Development*, 1-15. DOI 10.1007/s13593-011-0027-z
- Marcoux, A. 2000. Population and the environment: a review and concepts for population programmes. Part III: Population and deforestation. FAO.
- Matson, P.A. and Vitousek, P.M. 2006. Agricultural intensification: will land spared from farming be land spared for Nature? *Conserv. Biol.*, 20: 709-710.
- Mc Elhinny, C., Gibbons, P., Brack, C. and Bauhus, J. 2005. Forest and woodland stand structural complexity: Its definition and measurement. *Forest Ecology and Management*, 218, 1-24.
- Mc Neil, C.L. 2009. Chocolate in Mesoamerica : a cultural history of cacao. Ed. Cameron L. Mc Neil. 544 pp.
- Mejia, O. and Canales, M. 2010. Cadena de cacao en Honduras 2009. Caracterización del eslabón primario. Ed. Aprocacaho y Pymerural. 36 pp.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and Human Well-being: Biodiversity Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC. 100 pp.
- Mokany, K., Ash, J. and Roxburgh, S. 2008. Effects of spatial aggregation on competition, complementarity and resource use. *Austral Ecology*, 33, 261-270.
- Mossu, G. 1990. Le cacaoyer. Série : Le technicien d'Agriculture tropicale. Ed. G.P. Maisonneuve et Larose, 160 pp.
- Mossu, G. 1992. Cocoa. The MacMillan Press Ltd, 103 pp.
- Muñoz Arboleda, F. 1993. Dinámica de raíces finas en los sistemas agroforestales de cacao con sombras de poró o laurel en Turrialba, Costa Rica. Thèse de MasterII, 109 pp.

- Murray, D.B. 1955. A shade and fertilizer experiment with cacao. A report on cacao research 1952, 1953 and 1954, Trinidad.
- Murrell, D.J. 2010. When does local spatial structure hinder competitive coexistence and reverse competitive hierarchies? *Ecology*, 91, 1605-1616.
- Nair, P.K.R. 2001. Do tropical homegardens elude science, or is it the other way around? *Agroforestry Systems*, 53, 239-245.
- Navarro Prado, M. and Mendoza Alonso, I. 2006. Cultivo del cacao en sistemas agroforestales. Guía técnica para promotores. Ed. ProDeSoc, Nicaragua. 67 pp.
- Ngo Bieng, M.A., Ginisty, C., Goreaud, F. and Perot, T. 2006. First typology of oak and Scots pine mixed stands in Orlians Forest (France), based on the canopy spatial structure. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 36, 325-346.
- Ngo Bieng, M.A., Ginisty, C. and Goreaud, F. 2011. Point process models for mixed sessile forest stands *Annals of Forest Science*, 68, 267–274.
- Ofori-Frimpong, K., Afrifa, A.A., Osei Bonsu, K. and Appiah, M.R. 2005. Cocoa/coconut intercropping trial in Ghana: effects of the cropping systems on soil nutrient dynamics. In: Proceedings of the 14th international cocoa research conference, COPAL, Lagos, Nigeria, pp 303–308.
- Okali, D.U.U. and Owusu, J.K. 1975. Growth analysis and photosynthetic rates of cocoa (*Theobroma cacao*, L.) seedlings in relation to varying shade and nutrient regimes. *Ghana J. Agric. Sci.* 8 : 51-67.
- Oke, D.O. and Odebiyi, K.A. 2007. Traditionnal cocoa-based agroforests and forest species conservation in Ondo State, Nigeria. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 122 : 305–311
- Oladokun, M.A.O. 1990. Tree crop based agroforestry in Nigeria: a checklist of crops intercropped with cacao. *Agrofor. Syst.*, 11(3): 227–241.
- Oladokun, M.A.O. and Egbe, N.E. 1990. Yields of cacao/kola intercrops in Nigeria. *Agrofor. Syst.*, 10(2): 153–160.
- Osei-Bonsu, K., Opoku-Ameyaw, K., Amoah, F.M. and Oppong, F.K. 2002. Cacao-coconut intercropping in Ghana: agronomic and economic perspectives. *Agrofor Syst* 55: 1–8.
- Osei-Bonsu, K., Ameyaw-Oduro, C. and Tetteh J.P. 2005. Traditional cocoa agroforestry: 1. Species encountered in the cocoa ecosystem of a typical cocoa growing region District in Ghana. In: Proceedings 14th international cocoa research conference, COPAL, Lagos, Nigeria, pp 531–538.

- Oviedo, G.F. de. 1851-55. Historia general y natural de las Indias. 4 vols. Madrid : imprenta de la real Academia de la Historia.
- Palminteri, S; Powell, G; Fernández, A; Tovar, D. 1999. Talamanca Montane-Isthmian Pacific ecoregion-based conservation plan: preliminary reconnaissance phase. San José, Costa Rica, Tropical Science Center.
- Perfecto, I. and Vandermeer, J. 2008a. Spatial pattern and ecological process in the coffee agroforestry system. *Ecology*, 89, 915-920.
- Perfecto, I. and Vandermeer, J. 2008b. Biodiversity Conservation in Tropical Agroecosystems. A New Conservation Paradigm. *Ann. N.Y. Acad. Sci.*, 1134: 173–200.
- Petithuguenin, P., Deheuvels, O., Assiri, A.A. 2004. Sustaining cocoa cultivation. In : Flood Julie (ed.), Murphy R. (ed.). *Cocoa futures : A source book of some important issues facing the cocoa industry*. Wallingford : CABI, p. 128-140.
- Phalan, B., Balmford, A., Green, R.E.Scharlemann, J.P.W. 2011. Minimising harm to biodiversity of producing more food globally. *Food Policy*, 36: S62-S71.
- Phillips-Mora, W., Aime, M.C. and Wilkinson, M.J. 2007. Biodiversity and biogeography of the cacao (*Theobroma cacao*) pathogen *Moniliophthora roreri* in tropical America. *Plant Pathology*, 56 : 911–922.
- Plantureux S., Peeters A., McCracken D., 2005. Biodiversity in intensive grasslands: effects of management, improvement and challenges. *Agronomy research*, 3(2), 153-164
- Power, A. G. 2010. Ecosystem services and agriculture: Tradeoffs and synergies. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 365 (1554): 2959-2971.
- Pringle, R.M., Doak, D.F., Brody, A.K., Jocque, R. and Palmer, T.M. 2010. Spatial pattern enhances ecosystem functioning in an African savanna. *PLoS Biology*, 8, 1-12.
- R., 2010. <http://www.r-project.org/>
- Ramirez, O.A., Somarriba, E., Ludewigs, T. and Ferreira, P. 2001. Financial returns, stability and risk of cacao-plantain-timber agroforestry systems in Central America. *Agroforestry Systems*, 51: 141–154.
- Raudsepp-Hearne, C. *et al.* 2010. Untangling the environmentalist’s paradox : why is human well-being increasing as ecosystem services degrade? *Bioscience*, 60: 576-589.
- Reitsma, R; Parrish, JD; McLarney,W. 2001. The role of cacao plantations in maintaining forest avian diversity in southeastern Costa Rica. *Agroforestry Systems* 53:185-193.

- Rice, R.A. and Greenberg, R. 2000. Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio*, 29(3): 167–173.
- Rodríguez, J. P., T. D. Beard, Jr., E. M. Bennett, G. S. Cumming, S. Cork, J. Agard, A. P. Dobson, and G.D. Peterson. 2006. Trade-offs across space, time, and ecosystem services. *Ecology and Society* 11(1): 28.
- Ruf, F. 1995. Booms et crises du cacao. Les vertiges de l'or brun. Ed. Karthala, 464 pp.
- Ruf, F. and Schroth, G. 2004. Chocolate forest and monocultures: a historical review of cocoa growing and its conflicting role in tropical deforestation and forest conservation. In: Schroth, G. et al (eds) *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Island Press, Washington, DC, USA, pp 107–134.
- Ruf F., Deheuvels O., Sarpong D. 2010. Intensification in cocoa cropping systems : is agroforestry a solution for sustainability? The case of Manso Amenfi, Western region, Ghana. In : *15th International Cocoa Research Conference : cocoa productivity, quality, profitability, human health and the environment*, San José, Costa Rica. Ed. COPAL, p. 355-364.
- Salgado-Mora, M.G., Ibarra-Núñez, G., Macías-Sámamo, J.E. and López-Báez, O. 2007. Diversidad arbórea en cacaotales del soconusco, Chiapas, México. *Interciencia*, 32(11) : 763–768.
- Sambuichi, R.G.R. 2002. Fitossociologia e diversidade de espécies arbóreas em cabruca (mata atlântica raleada sobre plantacao de cacau) na regio sul da Bahia, Brasil. *Acta Botanica Brasileira* 16(1): 89–101.
- Savage, J. M. 2002. Amphibians and reptiles of Costa Rica: a herpetofauna between two continents, between two seas. The University of Chicago, CN.934 p.
- Savary, S., Elazegui, F.A., Moody, K., Litsinger, J.A., Teng, P.S., 1994. Characterization of rice cropping practices and multiple pests systems in the Philippines. *Agric. Syst.* 46: 385–408.
- Savary, S., Madden, L.V., Zadoks, J.C., Klein-Gebbink, H.W., 1995. Use of categorical information and correspondance analysis in plant disease epidemiology, in: Andrews, J., Tommerup, I., Callow, J.A. (Eds.), *Advances in Botanical Research*, vol. 21. Academic Press Ltd., London, pp. 213–240.
- Savary, S., Teng, P.S., Willocquet, L. and Nutter, Jr., F.W. 2006. Quantification and Modeling of Crop Losses: A Review of Purposes. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 44: 89–112.
- Schroth, G., Krauss, U., Gasparoto, L., Duarte, J.A. and Vohland, K. 2000. Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics. *Agrofor. Syst.*, 50: 199–241.

- Schroth, G., Fonseca da, G.A.B., Harvey, C.A., Gascon, C., Vasconcelos, H.L. and Izac, A.-M. N., 2004. *Agroforestry and Biodiversity Conservation in Tropical Landscapes*. Ed. Island Press, Washington. 525 p.
- Schroth, G. and Harvey, C.A. 2007. Biodiversity conservation in cocoa production landscapes: an overview. *Biodivers. Conserv.*, 16(8): 2237–2244.
- Simons, R.J. and Leakey, R.R.B. 2004. Tree domestication in tropical agroforestry. *Agroforestry Systems* 61: 167–181.
- Soil Survey Staff. 2006. *Keys to soil taxonomy*. 10th ed. USDA-NRCS, Washington D.C.
- Solórzano, A, 2004. *Serpientes de Costa Rica*. INBio, San José, CR. 792p.
- Somarriba, E., 1992. Revisiting the past: an essay on agroforestry definition. *Agroforestry Systems*. 19: 233-240.
- Somarriba, E., Valdivieso, R., Vásquez, W. and Galloway, G. 2001. Survival, growth, timber productivity and site index of *Cordia alliodora* in forestry and agroforestry systems. *Agroforestry Systems*, 51: 111–118.
- Somarriba, E. and Harvey, C.A. 2003. Como integrar producción sostenible y conservación de biodiversidad en cacaotales orgánicos indígenas ? *Agroforesteria en las Américas*, (10) 37-38 : 12-17.
- Somarriba, E., Trivelato, M., Villalobos, M., Suárez, A., Benavides, P., Moran, K., Orozco, L. and López, A. 2003. Diagnostico agroforestal de pequeñas fincas orgánicas de indígenas Bribri y Cabécar de Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas*, 10 (37-38) : 24-30.
- Somarriba, E. 2005. Cómo evaluar y mejorar el dosel de sombra en cacaotales ? *Agroforesteria en las Américas*, (11) 41-42 : 122-130.
- Somarriba, E. and Beer, J. 2011. Productivity of Theobroma cacao agroforestry systems with timber or legume service shade trees. *Agroforest. Syst.*, (81): 109–121.
- Sonwa, D.J., Weise, S.F., Tchatat, B.A., Nkongmeneck, B.A., Adesina, A.A., Ndoye, O. and Gockowski, J.J., 2000. Les agroforêts cacao : espace integrant développement de la cacaoculture, gestion et conservation des ressources forestières au Sud-Cameroun, in : *2nd Panafrican Symposium on the Sustainable Use of Natural Resources in Africa*. Ouagadougou, Burkina Faso, pp. 1-12
- Sonwa, D.J., S.F. Weise, M. Tchatat, B.A. Nkongmeneck, A.A. Adesina, O. Ndoye, and J. Gockowski, 2001. The role of cocoa agroforests in rural and community forestry in Southern Cameroon. Rural Development Forestry Network Paper 25g. 10 pp.

- Sonwa, D.J., J.C. Okafor, P. Mpungi Buyungu, S.F. Weise, M. Tchatat, A.A. Adesina, A.B. Nkongmeneck, O. Ndoye, and D. Endamana, 2002. *Dacryodes edulis*, a neglected non-timber forest species for the agroforestry systems of West and Central Africa. *Forests, Trees and Livelihoods*, 12 : 41-55.
- Sonwa, D.J. 2004. Biomass management and diversification within cocoa agroforests in the humid forest zone of southern Cameroon. PhD thesis. Institut für Gartenbauwissenschaft der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn. 126 pp
- Sonwa, D.J., Nkongmeneck, B.A., Weise, S.F., Tchatat, M., Adesina, A.A. and Janssens, M.J.J. 2007. Diversity of plants in cocoa agroforests in the humid forest zone of Cameroon. *Biodivers. Conserv.*, 16: 2385–2400.
- Sørensen, T.A. 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content, and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Biologiske Skrifter*, 5, 1–34.
- Sørensen, T. 1957. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. *Biologiske Skrifter*, 5 (4): 1–34.
- Steffan-Dewenter, I., Kessler, M., Barkmann, J., Bos, M.M., Buchori, D., Erasmi, S., Faust, H., Gerold, G., Glenk, K., Gradstein, S.R., Guhardja, E., Harteveld, M., Hertel, D., Hohn, P., Kappas, M., Kohler, S., Leuschner, C., Maertens, M., Marggraf, R., Migge-Kleian, S., Mogeia, J., Pitopang, R., Schaefer, M., Schwarze, S., Sporn, S.G., Steingrebe, A., Tjitrosoedirdjo, S.S., Tjitrosoemito, S., Twele, A., Weber, R., Woltmann, L., Zeller, M., Tscharntke, T., 2007. Tradeoffs between income, biodiversity, and ecosystem functioning during tropical rainforest conversion and agroforestry intensification. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 4973–4978.
- Suatunce, P., Somarriba, E., Harvey, C. and Finegan, B., 2003. Floristic composition and structure of forests and cacao plantations in the Indigenous Territories of Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas* (10) 37-38: 31-35
- Suatunce, P., Somarriba, E., Harvey, C. and Finegan, B., 2004. Dung beetle diversity in forests and cacao plantations with different structures and floristic compositions in Talamanca, Costa Rica. *Agroforestería en las Américas*. 11 (41-42), 37-42.
- Thiollay, J.M., 1995. The role of traditional agroforests in the conservation of rainforest bird diversity in Sumatra. *Conservation Biology*. 9, 335-353.
- Tilman, D., Cassman, K.G., Matson, P.A., Naylor, R. and Polasky, S. 2002. Agricultural sustainability and intensive production practices. *Nature*, 418: 671–677.

- Torquebiau, E., 2007. L'Agroforesterie. Des arbres et des champs. Eds. L'Harmattan.
- Touzard, J.M. 1993. L'économie coloniale du cacao en Amérique latine. Ed. Cirad SAR, Montpellier, France. 95 pp.
- Tscharntke, T., Clough, Y., Bhagwat, S.A., Damayanti, B., Faust, H., Hertel, D., Holscher, D., Juhrendt, J., Kessler, M., Perfecto, I., Scherber, C., Schroth, G., Veldkamp, E. and Wanger, T.C. 2011. Multifunctional shade-tree management in tropical agroforestry landscapes - a review. *Journal of Applied Ecology*, 48, 619-629.
- UICN Red List Website. <http://www.iucnredlist.org/>
- United Nations. 2011. World Population to reach 10 billion by 2100 if Fertility in all Countries Converges to Replacement level. *United nations press release*. 7 p.
- Vandermeer, J., Perfecto, I. and Philpott, S.M. 2008. Clusters of ant colonies and robust criticality in a tropical agroecosystem. *Nature*, 451, 457-459.
- Veech, J.A., Summerville, K.S., Crist, T.O., and Gering, J.C., 2002. The Additive Partitioning of Species Diversity: Recent Revival of an Old Idea. *Oikos*, 99 (1): 3-9.
- Vernon, A.J. 1967. Yield and light relationship in cocoa. *Trop. Agric.* 44: 223–228.
- Waters, T. 2007. The Persistence of Subsistence Agriculture, p. 3. Lexington Books.
- Whitfield, S.M.; Kristen, E.B; Thomas, P.; Sasa, M.; Bolaños (nombre); Chaves, G.; Savage, J.; Donnelly, M.A. 2007. Amphibian and reptile declines over 35 years at La Selva, Costa Rica. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*. 104 (20):8352- 8356.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30: 279-338
- Whittaker, R.H. 1967. Gradient Analysis of vegetation. *Biological Reviews* 42: 207-264
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251
- Wiegand, T., Gunatilleke, C.V.S., Gunatilleke, I. and Huth, A. 2007. How individual species structure diversity in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 19029-19033.
- Winowiecki, L., 2008. Soil Biogeochemical Patterns in the Talamanca Foothills, Costa Rica: Local Soil Knowledge and Implications for Agroecosystems. Thesis (PhD), Univ. of Idaho, Moscow, Idaho, USA, 172 p.

- Wood, G.A.R and Lass, R.A. 1985. Cocoa. Ed. Longman Group Ltd, Essex. Tropical Agriculture Series. 620 pp.
- Wood, G.A.R., 2001. From harvest to store. In : Wood G.A.R. and Lass R.A. 2001. *Cocoa*. 4th edition, Blackwell Science. Chap. 13, pp. 444 -504.
- The World Bank. 2010. *Assessment of the Risk of Amazon Dieback. Main Report* [Environmentally and Socially Sustainable Development Department. Latin America and Caribbean Region], The World Bank, 4 fév. 2010, p. 58 ([en ligne](#) [\[archive\]](#)).
- Wright, H. 1999. Cocoa or Theobroma cacao. Its botany, cultivation, chemistry and diseases. Ed. Biotech Books, Dehli-110035. 249 pp.
- Young, A. M. 1982. Effects of shade cover and availability of midge breeding sites on pollinating midge populations and fruit set in two cocoa farms. *Journal of Applied Ecology*, 19 : 47-63.
- Young, A. M. 1983a. Patterns of distribution and abundance of ants (Hymenoptera : Formicidae) in three Costa Rican cocoa farm localities. *Sociobiology*, 8 : 51-87.
- Young, A. M. 1983b. Patterns of distribution and abundance in small samples of litter inhabiting Orthoptera in some costa Rican cacao plantations. *Journal of the New York Entomological Society*, 91 : 312-327.
- Young, A. M. 1983c. Seasonal differences in abundance and distribution of cocoa pollinating midges in relation to flowering and fruit set between sunny and shaded habitats of the La Lola cocoa farm in Costa Rica. *Journal of Applied Ecology*, 20 : 801-831.
- Young, A. M. 1983d. *Lirimiris meridionalis* (Schaus), a notodontid moth associated with cocoa (*Theobroma cacao*, L.) in Belize. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 37 : 182-186.
- Young, A. M. 1984a. *Schizura rustica* (Schaus), a notodontid moth defoliating *Herrania* and *Theobroma* species (Sterculiaceae) in Costa Rica. *Journal of the Lepidopterists' Society*, 38 : 245-249.
- Young, A. M. 1984b. Changes in the distribution and abundance of some Dermaptera between tropical seasons in cocoa plantations at three localities in Costa Rica. *Journal of the New York Entomological Society*, 92 : 184-187.
- Young, A. M. 1986a. Notes on the distribution and abundance of Dermaptera and Staphylinidae (Coleoptera) in some Costa Rican cacao plantations. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 88 : 328-343.

- Young, A. M. 1986b. Notes on the distribution and abundance of ground- and arboreal-nesting ants (Hymenoptera : Formicidae) in some Costa Rican cacao habitats. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 88 : 550-571.
- Young, A. M. 1986c. Distribution and abundance of Diptera in flypaper traps at *Theobroma cacao*, L. (Sterculiaceae) flowers in Costa Rican cacao plantations. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 59 : 580-587.
- Young, A. M. 1986d. Occurrence of Diptera on tree-trunk mosses in a Costa Rican tropical rain forest. *Pan-Pacific Entomologist*, 62 : 203-208.
- Young, A. M., Erickson E., H. Jr., Strand M.,E., and Erickson B., J. 1987. A trap survey of flying insects in « Finca Experimental La Lola » in Costa Rica. *Turrialba* : 37 :337-356.
- Young, A. M. 1994. The chocolate tree : a natural history of cacao. Ed. Smithsonian Institution Press, Washington DC. 200 pp.
- Zapfack, L., S. Engwald, B. Sonké, G. Achoundong, and Madong, B.A. 2002. The impact of land use conversion on plant biodiversity in the forest zone of Cameroon. *Biodiversity and Conservation* 11(11): 2047-2061.
- Zuidema, P.A., Leffelaar, A.F., Gerritsma, W., Mommer, K. and Anten, N.P.R. 2005. A physiological production model for cocoa (*Theobroma cacao*): model presentation, validation and application. *Agric. Syst.*, 84: 195–225.

ANNEXES

ANNEXE 1

Espèces végétales associées aux cacaoyers dans le monde

Sources : Bourgoing and Todem (2010) ; Mejia and Canales (2010) ; Oke and Odebiyi (2007) ; Salgado-Mora *et al.* (2007) ; Asare (2005) ; FHIA (2004) ; Wright (1999) ; Mossu (1992 ; 1990) ; Wood and Lass (1985) ; Braudeau (1969) et Lavabre (1958).

Espèces associées aux cacaoyers	Région
Ombage temporaire	
<i>Cajanus cajan</i>	Afrique de l'Ouest
<i>Carica papaya</i>	Samoa, Afrique de l'Ouest
<i>Colocasia esculenta</i>	Trinidad
<i>Colocasia spp.</i>	Afrique de l'Ouest
<i>Crotalaria anagyroides</i>	Costa Rica, Colombie, Papouasie-Nouvelle Guinée
<i>Flemingia spp.</i>	Côte d'Ivoire
<i>Manihot esculenta</i>	Brésil, Trinidad, Afrique, Amérique centrale, Java
<i>Manihot utilisima</i>	Surinam, Java, Trinidad
<i>Musa AAA ou AAB</i>	Brésil, Equateur, Antilles, Caraïbes, Afrique, Madagascar, Guam, Trinidad, Honduras
<i>Ricinus communis</i>	Trinidad, Afrique de l'Ouest
<i>Tephrosia spp.</i>	Costa Rica, Colombie, Papouasie, Nouvelle Guinée
<i>Tithonia spp.</i>	Cameroun
<i>Xanthosoma spp.</i>	Afrique de l'Ouest
<i>Zea mays</i>	Trinidad
Ombage temporaire ou permanent	
<i>Erythrina lithosperma</i>	Sri Lanka, Indonésie, Samoa, Sri Lanka, Afrique.
<i>Erythrina spp.</i>	Afrique, Madagascar, Sri Lanka, Amérique centrale, Java
<i>Gliricidia spp.</i>	Trinidad, Colombie, Costa Rica, Sri Lanka, Samoa, Afrique.
<i>Manihot glaziovii</i>	Sri Lanka, Afrique de l'Ouest, Asie du Sud-Est
Ombage permanent	
<i>Acacia mangium</i>	Côte d'Ivoire
<i>Acacia pycnantha</i>	Non spécifié
<i>Acacia sp.</i>	Mexique
<i>Adenantha pavonina</i>	Non spécifié
<i>Afzelia africana</i>	Cameroun, Nigeria
<i>Albizzia adianthifolia</i>	Ghana, Côte d'Ivoire
<i>Albizzia coriaria</i>	Ghana
<i>Albizzia glaberrima</i>	Côte d'Ivoire
<i>Albizzia guachepele</i>	Côte d'Ivoire
<i>Albizzia lebbek</i>	Madagascar, Sri Lanka, Côte d'Ivoire
<i>Albizzia moluccana</i>	Sri Lanka, Madagascar, Samoa
<i>Albizzia odoratissima</i>	Sri Lanka
<i>Albizzia spp.</i>	Côte d'Ivoire, Cameroun, Sri Lanka, Colombie, Madagascar, Philippines, ...
<i>Albizzia stipulata</i>	Sri Lanka, Madagascar, Java, Samoa, Malaisie

<i>Alstonia boonei</i>	Côte d'ivoire, Cameroun, Ghana
<i>Alstonia congensis</i>	Nigeria
<i>Anacardium occidentale</i>	Nigeria, Honduras
<i>Annona diversifolia</i>	Mexico
<i>Annona muricata</i>	Honduras, Mexico
<i>Antheanus africana</i>	Ghana
<i>Antiaris africana</i>	Nigeria
<i>Antrocaryon klaineum</i>	Cameroun
<i>Antrocaryon spp.</i>	Côte d'ivoire, Cameroun
<i>Areca catechu</i>	Sri Lanka, India
<i>Artocarpus atilis</i>	Nigeria
<i>Artocarpus communis</i>	Mexique
<i>Artocarpus integrifolia</i>	Sri Lanka
<i>Artocarpus nobilis</i>	Guam
<i>Aspidosperma megalocarpum</i>	Mexico
<i>Azadirachta indica</i>	Non spécifié
<i>Baillonella toxisperma</i>	Cameroun
<i>Bambusa vulgaris</i>	Mexique
<i>Bixa orellana</i>	Mexique
<i>Bligha sapida</i>	Nigeria
<i>Bligha unijugata</i>	Côte d'Ivoire
<i>Bombax buonopozense</i>	Nigeria
<i>Bombax malabaricum</i>	Sri Lanka
<i>Bombax spp.</i>	Cameroun
<i>Brachystegia eurycoma</i>	Nigeria
<i>Bursera simaruba</i>	Mexique
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Mexique
<i>Caesalpinia dasyrrhachis</i>	Java
<i>Caesalpinia exostemma</i>	Amérique centrale
<i>Caesalpinia sappan</i>	Guam
<i>Cajanus indicus</i>	Trinidad
<i>Calliandra calothyrsus</i>	Cameroun
<i>Calophyllum brasiliense</i>	Honduras, Mexique
<i>Camellia sinensis</i>	Samoa, Java, Sri Lanka et Caraïbes
<i>Canarium schweinfurthii</i>	Côte d'ivoire, Cameroun, Nigeria
<i>Carica papaya</i>	Ghana, Mexique
<i>Cassia siamea</i>	Sri Lanka
<i>Cassia spp.</i>	Afrique
<i>Castilloa elastica</i>	Sri Lanka, Java, Samoa, Amérique centrale et du Sud, Caraïbes
<i>Casuarina equisetifolia</i>	Non spécifié
<i>Cecropia obtusifolia</i>	Mexique
<i>Cedrela odorata</i>	Costa Rica, Honduras, Ghana, Mexique
<i>Cedrela serrata</i>	Non spécifié
<i>Cedrela spp.</i>	Venezuela, Antilles
<i>Cedrela toona</i>	Samoa
<i>Ceiba pentandra</i>	Indonésie, Sri Lanka, Cameroun, Ghana, Nigeria, Mexique

<i>Celtis mildbraedii</i>	Nigeria
<i>Celtis zenkeri</i>	
<i>Chlorophora excelsa</i>	Côte d'Ivoire, Cameroun
<i>Chrysophyllum albidum</i>	Nigeria
<i>Chrysophyllum africanum</i>	Côte d'Ivoire
<i>Chrysophyllum caimito</i>	Mexique
<i>Cinnamomum camphora</i>	Samoa, Java, Sri Lanka et Caraïbes
<i>Citrus grandis</i>	Cameroun
<i>Citrus limon</i>	Honduras
<i>Citrus nobilis</i>	Mexique
<i>Citrus paradisi</i>	Nigeria
<i>Citrus reticulata</i>	Cameroun, Honduras, Nigeria
<i>Citrus sinensis</i>	Ghana, Cameroun, Nigeria, Honduras, Mexique
<i>Citrus spp.</i>	Ghana, Côte d'Ivoire, Nigeria
<i>Cleistopalis patens</i>	Nigeria
<i>Cocos nucifera</i>	Samoa, Java, Sri Lanka, Malaisie, Papouasie-Nouvelle Guinée et Caraïbes, Afrique, Honduras, Mexique
<i>Coffea sp.</i>	Samoa, Java, Sri Lanka et Caraïbes
<i>Cojoba arborea</i>	Honduras
<i>Cola acuminata</i>	Nigeria
<i>Cola nitida</i>	Nigeria, Ghana, Cameroun
<i>Cordia alliodora</i>	Costa Rica, Honduras, Mexique
<i>Cordia megalantha</i>	Honduras
<i>Crescentia cujete</i>	Mexique
<i>Cupania dentata</i>	Mexique
<i>Cylicodiscus gabonensis</i>	Cameroun
<i>Dacryodes edulis</i>	Afrique
<i>Dacryodes klaineana</i>	Côte d'Ivoire
<i>Dalbergia glomerata</i>	Honduras
<i>Dialium guineense</i>	Côte d'Ivoire, Nigeria
<i>Diphysa robinoides</i>	Mexique
<i>Dracaena manii</i>	Nigeria
<i>Drypetes gossweileri</i>	Nigeria
<i>Durio sp.</i>	Asie du Sud-Est
<i>Elaeis guineensis</i>	Sri Lanka, Afrique
<i>Entandrophragma angolense</i>	Côte d'Ivoire, Cameroun, Ghana
<i>Entandrophragma cylindricum</i>	Cameroun, Nigeria
<i>Entandrophragma spp.</i>	Nigeria
<i>Entandrophragma utile</i>	Ghana, Côte d'Ivoire
<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Mexique
<i>Epathodea companulata</i>	Côte d'Ivoire, Cameroun
<i>Erythrina addisoniae</i>	Côte d'Ivoire
<i>Erythrina berteroana</i>	Honduras
<i>Erythrina fusca</i>	Philippines
<i>Erythrina glauca</i>	Surinam, Colombie, Equateur, Costa Rica, République Dominicaine, Trinidad, Caraïbes, Brésil

<i>Erythrina indica</i>	Sri Lanka, Guam, Ste Lucie, Trinidad, Indonésie, Samoa, Sri Lanka
<i>Erythrina micropteris</i>	Indonésie
<i>Erythrina ovalifolia</i>	Sri Lanka
<i>Erythrina poeppigiana</i>	Trinidad, Venezuela, Caraïbes, Brésil
<i>Erythrina umbrosa</i>	Surinam, Sri Lanka, Madagascar, Trinidad, Caraïbes
<i>Erythrina velutina</i>	Brésil, Mexique, Sri Lanka, Trinidad
<i>Erythrina sp.</i>	Honduras
<i>Eucalyptus leucoxylon</i>	Non spécifié
<i>Eucalyptus marginata</i>	Non spécifié
<i>Eugenia jambos</i>	Non spécifié
<i>Ficus capensis</i>	Ghana
<i>Ficus exasperata</i>	Côte d'Ivoire, Cameroun, Nigeria
<i>Ficus elastica</i>	Sri Lanka
<i>Ficus sp.</i>	Mexique
<i>Ficus sur</i>	Ghana
<i>Ficus vogeliana</i>	Côte d'Ivoire, Cameroun
<i>Filicium decipiens</i>	Non spécifié
<i>Flamengia congesta</i>	Côte d'Ivoire
<i>Funtumia elastica</i>	Sri Lanka, Côte d'Ivoire, Nigeria, Cameroun, Congo, Ghana
<i>Garcinia kola</i>	Côte d'Ivoire, Cameroun, Nigeria
<i>Gliricidia maculata</i>	Nicaragua, Trinidad, Sri Lanka
<i>Gliricidia sepium</i>	Amérique centrale, Côte d'Ivoire, Ghana, Caraïbes, Malaisie, Indonésie, Mexique
<i>Gliricidia sp.</i>	Honduras
<i>Gmelina arborea</i>	Brésil, Ghana, Nigeria
<i>Gossweilerodendron balsamiferum</i>	
<i>Grevillea robusta</i>	Non spécifié
<i>Guarea grandifolia</i>	Honduras
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Mexique
<i>Hannoa klaineana</i>	Ghana
<i>Heritiera utili</i>	Ghana
<i>Hevea brasiliensis</i>	Sri Lanka, Samoa, Sainte Lucie, Caraïbes, Java, Costa Rica, Nigeria
<i>Hieronima alchorneoides</i>	Costa Rica, Honduras
<i>Holarrhena floribunda</i>	Nigeria
<i>Huerteia cubensis</i>	Honduras
<i>Ilex tectonica</i>	Honduras
<i>Inga cinnamomea</i>	Brésil
<i>Inga spp.</i>	Venezuela, Colombie, Equateur, Costa Rica, Honduras, Haiti, Mexique, Madagascar,...
<i>Inga laurina</i>	Trinidad
<i>Inga jinicuil</i>	Mexique
<i>Inga micheliana</i>	Mexique
<i>Irvingia gabonensis</i>	Cameroun, Nigeria
<i>Irvingia wombulu</i>	Cameroun
<i>Jatropha spp.</i>	Amérique centrale

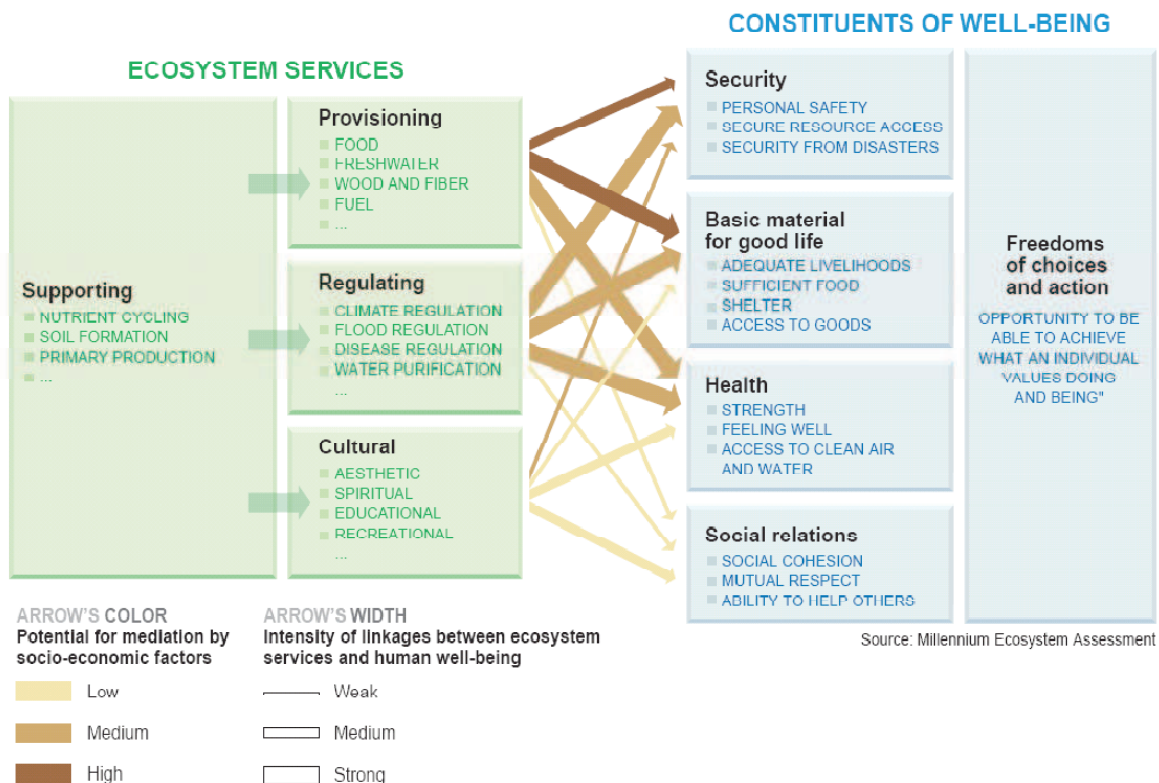
<i>Khaya ivorensis</i>	Ghana, Côte d'Ivoire, Nigeria
<i>Khaya senegalensis</i>	Honduras
<i>Lannea welwitschii</i>	Côte d'Ivoire
<i>Leucaena glauca</i>	Indonésie, Papouasie, Nouvelle Guinée, Philippines,...
<i>Leucaena leucophylla</i>	Non spécifié
<i>Leucaena leucocephala</i>	Malaisie, Indonésie, Papouasie, Nouvelle Guinée
<i>Lonchocarpus sp.</i>	Mexique
<i>Lophira alata</i>	Nigeria
<i>Lovoa trichilioides</i>	Cameroun, Nigeria
<i>Macaranga spp.</i>	Malaisie
<i>Mangifera indica</i>	Sri Lanka, Ghana, Cameroun, Nigeria, Honduras, Mexique
<i>Mansonia altissima</i>	Cameroun, Nigeria
<i>Markhamia lutea</i>	Cameroun
<i>Melia dubia</i>	Sri Lanka
<i>Mellotus spp.</i>	Malaisie
<i>Mesua ferrea</i>	Non spécifié
<i>Michelia champaca</i>	Sri Lanka
<i>Microdesmis puberula</i>	Nigeria
<i>Milicia excelsa</i>	Ghana, Côte d'Ivoire, Cameroun, Nigeria
<i>Monodora myristica</i>	Côte d'Ivoire
<i>Morus mesozygia</i>	Côte d'Ivoire
<i>Musa paradisiaca</i>	Ghana, Honduras
<i>Musanga cecropoides</i>	Ghana, Nigeria
<i>Musanga smithii</i>	Congo
<i>Myristica fragrans</i>	Grenada
<i>Myristica laurifolia</i>	Non spécifié
<i>Nauclea derrichii</i>	Côte d'Ivoire, Nigeria
<i>Nauclea pobeguinii</i>	Cameroun
<i>Nephelium lappaceum</i>	Honduras
<i>Nesogodia papaverifera</i>	Ghana, Côte d'Ivoire
<i>Newbouldia laevis</i>	Ghana
<i>Ocotea puberula</i>	Honduras
<i>Ocotea suaveolens</i>	Honduras
<i>Omphalocarpum pachysteloides</i>	Côte d'Ivoire
<i>Pachira aquatica</i>	Mexique
<i>Paramacrolobium caeruleum</i>	Côte d'Ivoire
<i>Parkia javanica</i>	Malaisie
<i>Peltophorum ferrugineum</i>	Non spécifié
<i>Pericopsis elata</i>	Ghana
<i>Persea americana</i>	Afrique, Amérique
<i>Petersianthus macrocarpa</i>	Ghana
<i>Phyllanthus discoideus</i>	Nigeria
<i>Piptadenastrium africanum</i>	Côte d'Ivoire, Cameroun, Ghana, Nigeria
<i>Pithecolobium saman</i>	Sri Lanka, Madagascar, Trinidad
<i>Pithecolobium spp.</i>	Venezuela, Haiti, Jamaïque, Rio Muni, Fernando Poo, ...
<i>Plathymisciumdi morphandrum</i>	Honduras

<i>Pouteria sapota</i>	Mexique
<i>Psidium guajava</i>	Ghana, Cameroun, Nigeria, Honduras, Mexique
<i>Pterygota macrocarpa</i>	Côte d'Ivoire, Nigeria
<i>Pterocarpus indicus</i>	Non spécifié
<i>Pterocarpus marsupium</i>	Non spécifié
<i>Pterocarpus mildraedii</i>	Ghana
<i>Pycnanthus angolensis</i>	Côte d'Ivoire, Cameroun, Ghana
<i>Rauvolfia vomitoria</i>	Ghana
<i>Ricinodendron heudelotti</i>	Ghana, Côte d'Ivoire, Cameroun, Nigeria
<i>Roseodendron donnell-smithii</i>	Honduras
<i>Samanea saman</i>	Mexique
<i>Sapium spp.</i>	Non spécifié
<i>Spathodea campanulata</i>	Ghana, Nigeria
<i>Spondias cytherea</i>	Cameroun
<i>Spondias mombin</i>	Côte d'Ivoire, Nigeria, Mexique
<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	Mexico
<i>Sterculia foetida</i>	Sri Lanka
<i>Sterculia tragacantha</i>	Nigeria
<i>Swietenia macrophylla</i>	Honduras
<i>Tabebuia donnell-smithii</i>	Mexique
<i>Tabebuia pentaphylla</i>	Mexique
<i>Tamarindus indica</i>	Mexique
<i>Tectona grandis</i>	Nigeria
<i>Terminalia amazonia</i>	Honduras, Mexique
<i>Terminalia ivorensis</i>	Ghana, Côte d'Ivoire, Cameroun, Nigeria
<i>Terminalia spp.</i>	Côte d'Ivoire, Cameroun
<i>Terminalia superba</i>	Honduras, Ghana, Côte d'Ivoire, Cameroun, Nigeria
<i>Tetrapleura tetraptera</i>	Ghana, Cameroun
<i>Theobroma bicolor</i>	Amérique centrale
<i>Thespesia populnea</i>	Non spécifié
<i>Tieghemella heckelii</i>	Ghana
<i>Trema spp.</i>	Ghana
<i>Trichilia monadelpha</i>	Côte d'Ivoire
<i>Triplochiton scleroxylon</i>	Cameroun, Ghana, Côte d'Ivoire, Nigeria
<i>Uapaca heudelotii</i>	Nigeria
<i>Vateria acuminata</i>	Non spécifié
<i>Virola koschnyi</i>	Honduras
<i>Vitex fosteri</i>	Côte d'Ivoire

ANNEXE 2

Les services écosystémiques (= écologiques) ou les bénéfices que tire la société de la biodiversité et du fonctionnement des écosystèmes

- **services de soutien aux conditions favorables à la vie sur Terre** : cycle des éléments nutritifs, oligoéléments, métaux toxiques, cycle du carbone. Ce sont les services nécessaires à la production de tous les autres services : production de dioxygène atmosphérique et solubilisé dans les eaux, production de biomasse et recyclage de la nécro masse, formation et rétention des sols et des humus, offre en habitats naturels, etc.
- **services d'approvisionnement** (air respirable, eau douce, sol, nourriture, fibres, molécules utiles, ressources génétiques...)
- **services de régulation**, liés aux processus des écosystèmes (effet tampon sur les inondations, inertie climatique, etc.)
- **services culturels et aménités** (bénéfices spirituels, récréatifs, culturels, esthétiques, scientifiques, pédagogiques...)
- **Puits de carbone** (forêts, prairies, sols, océans, récifs coralliens, etc.)
- **services ontogéniques**



ANNEXE 3

Formulaires ayant servi aux enquêtes portant sur le contexte biophysique

DATE	
PRENOMS ET NOMS DES OBSERVATEURS	
PROVINCE	
CANTON	
DISTRICT	
COMMUNAUTE	
PRENOMS ET NOMS DU PROPRIETAIRE	
MEMBRE DE APPTA / ACOMUITA ?	

DANS LA CACAOYERE : PAYSAGE, USAGES DU SOL CONCOMMITANTS ET TOPOGRAPHIE			
CODE de la cacaoyère			
PAYSAGE	Ouvert (< 50% forestier)	Fermé (> 50% forestier)	
	USAGES DU SOL AU CONTACT DE LA PARCELLE CACAOYERE DESSIN DE LA CACAOYERE ET DES USAGES DU SOL A SON CONTACT		
LOCALISATION TOPOGRAPHIQUE DE LA CACAOYERE	Vallée	Relief	
		Bas	Milieu

ANNEXE 4

Formulaires d'enquêtes portant sur les pratiques et l'évaluation de la production à dire d'acteur dans le réseau expérimental de 36 agroforêts durant les 2 années précédant l'étude

ACTES TECHNIQUES DANS LA CACAOYERE							
CODE DE CACAOYERE							
SUPERFICIE declarée (ha)							
ANNEE D'APPLICATION		2006			2007		
Nombre de tailles annuelles des cacaoyers?							
Motif des tailles réalisées?							
Détaller la (les) technique(s) de taille							
Epoques choisies pour la taille							
FERTILISANTS et AUTRES INTRANTS pour les CACAOYERS	Epoques						
	Produit et principe actif						
	Quantité par cacaoyer						
"NETTOYAGES" ou FAUCHAGES	Date						
	Technique						
	Produit						
	Dose(s)						
GESTION DES ESSENCES D'OMBRAGE	Espèces						
	Dates						
	Intensité (Légère, Normale ou Forte)						
CONTRÔLE DES RAVAGEURS DU CACAOYER	Dates						
	Méthodes						
	Producteur						
	Doses						
CONTRÔLE DES MALADIES DU CACAOYER	Dates						
	Méthodes						
	Producteur						
	Doses						

SUR L'EXPLOITATION ET DANS LA CACAOYERE : PRODUCTION DE CACAO

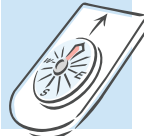
CODE CACAOYERE:					
ANNEE		2006		2007	
	EPOQUE	TOUTES VOS CACAOYERES	SEULEMENT CELLE ETUDIEE	TOUTES VOS CACAOYERES	SEULEMENT CELLE ETUDIEE
RECOLTE PRINCIPALE (Préciser l'unité et si cacao sec ou humide)					
RECOLTE SECONDAIRE (Préciser l'unité et si cacao sec ou humide)					
AUTRES RECOLTES (Préciser l'unité et si cacao sec ou humide)					
TOTAL RECOLTE					

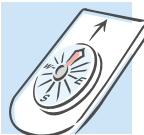
DANS LA CACAOYERE SELECTIONNEE : AUTRES PRODUCTIONS (Sauf cacao)

CODE de la CACAOYERE				ANNEE	2006	2007
NOM DE LA PLANTE RECOLTEE	EPOQUE DE RECOLTE	PARTIES RECOLTEES		USAGES	QUANTITES RECOLTEES	QUANTITES RECOLTEES

ANNEXE 5

Formulaires de saisie des données d'ombrage au dessus des cacaoyers (3 points de mesure) et sous les cacaoyers (10 points de mesure) dans notre réseau expérimental de 36 agroforêts

DANS LE RECTANGLE D'ECHANTILLONNAGE												
	% DE COUVERTURE FOURNI PAR LES STRATES SUPERIEURES (TROIS POINTS DE MESURE pris dans des espaces SANS CACAO, 4 lectures par point) On note : nombre de rectangles observés couverts / nombre de rectangles observés total sans couverture d'origine cacaoyer											
Points	Point 1				Point 2				Point 3			
	Nord	Est	Sud	Ouest	Nord	Est	Sud	Ouest	Nord	Est	Sud	Ouest
Lectures	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/	/

DANS CHACUNE DES 10 CELLULES DU RECTANGLE D'ECHANTILLONNAGE																				
	% DE COUVERTURE TOTALE (CACAOYERS + STRATES HAUTES) (Données mesurées au centre de chaque cellule, 4 lectures par point) On note le nombre de rectangles observés couverts																			
Cellules	A1				A2				A3				A4				A5			
	N	E	S	O	N	E	S	O	N	E	S	O	N	E	S	O	N	E	S	O
N°																				
Cellules	B5				B4				B3				B2				B1			
	N	E	S	O	N	E	S	O	N	E	S	O	N	E	S	O	N	E	S	O
N°																				

ANNEXE 6

Formulaires de saisie :

- 1. des données de couverture de la végétation au sol (10 points de mesure),**
- 2. de la composition et structure du peuplement des cacaoyers et de la population des végétaux associés de taille supérieure à 2,5 m,**

dans chaque rectangle d'échantillonnage (1000 m²) de notre réseau expérimental de 36 agroforêts

DANS CHACUNE DES 10 CELLULES DU RECTANGLE D'ECHANTILLONNAGE												
Prénoms et Noms des OBSERVATEURS			DATE			CODE CACAORYERE						
COUVERTURE HERBACEE AU SOL DANS CHACUNE DES 10 CELLULES (Données estimées en % de la surface d'un carré de 1 m de côté situé au centre de chaque cellule)												
Cellules Lectures Fougères : Ligneuses : Graminées : Autre herbacée / rampante Mousses : Litière : Troncs : Sol nu : Pierres : Autre :	A1		A2		A3		A4		A5			
	%	<10 cm	10-40 cm	>40 cm	%	<10 cm	10-40 cm	>40 cm	%	<10 cm	10-40 cm	>40 cm
Cellules Lectures Fougères : Ligneuses : Graminées : Autre herbacée / rampante Mousses : Litière : Troncs : Sol nu : Pierres : Autre :	B5		B4		B3		B2		B1			
	%	<10 cm	10-40 cm	>40 cm	%	<10 cm	10-40 cm	>40 cm	%	<10 cm	10-40 cm	>40 cm

CODE CACAOYERE:	COMPOSITION BOTANIQUE DE LA CELLULE			Xi (code de cellule)		
NOM DE LA PLANTE (sauf cacao) Dans le cas des Musacées, indiquer le nombre de pieds en lieu et place de la circonférence	Si Alt. \geq 2,5m : Circonférence DU TRONC à 1.30 m (sauf cacao et Musacées) en cm	Contre-forts à 1,30 m ? (oui ou non)	HAUTEUR en mètres	CACAOYER LE PLUS CENTRAL CIRCONFERENCE à 30 cm de hauteur de CHACUN DES TRONCS en cm		CACAOYERS SEULEMENT NOMBRE DE CACAOYERS PAR CLASSE DE HAUTEUR
				Tronco 1		\leq 2.5 m
				Tronco 2]2.5, 5]
				Tronco 3]5, 7.5]
				Tronco 4		> 7.5 m
				Tronco 5		TOTAL
				Tronco 6		
				Tronco 7		

ANNEXE 7

Formulaires de saisie :

1. des poids en cacao frais issu de 30 cabosses récoltées une fois en saison sèche et une fois en saison pluvieuse ;
2. des données de production de cabosses par comptages trimestriels, dans chaque rectangle d'échantillonnage (1000 m²) de notre réseau expérimental de 36 agroforêts.

Peser la récolte en frais de 30 cabosses saines à récolter autant que possible dans le rectangle d'échantillonnage et si besoin est, au dehaors et toujours dans les limites de la parcelle de cacaoyers, en séparant toujours combien proviennent du rectangle.				
Code de CACAOYERE	DATE	N° DE CABOSSES SAINES intra RECTANGLE	N° DE CABOSSES SAINES hors RECTANGLE	POIDS DE CACAO FRAIS <u>30 cabosses saines (g)</u>
01				
02				
03				
04				
05				
06				
07				
08				
09				
10				
11				
12				
13				
14				
15				
16				
17				
18				
19				
20				
21				
22				
23				
24				
25				
26				
27				
28				
29				
30				
31				
32				
33				
34				
35				
36				

CÓDIGO DEL CACAOTAL	OBSERVADORES	FECHA
PAR CELLULE : NOMBRE DE CABOSSES COMPTEES PAR CLASSE DE TAILLE, PAR SYMPTÔME ET PAR TYPE DE DOMMAGE Les cabosses à symptômes multiples de la Moniliose doivent être considérées uniquement pour le symptôme le plus tardif Les cabosses présentant deux dégâts d'origines différentes sont signalées dans la colonne de droite pour le second dégât. Dans les cas de plus de deux dégâts sur une même cabosse, seuls les deux plus importants sont pris en compte ici.		
Cellule Xi (Code de cellule)		
CABOSSES	≤ 10 cm	> 10 cm
Saines		
TYPE DE DEGAT	Un seul dégât	Deux dégâts
Moniliose 1 : déformation		Un seul dégât
Moniliose 2 : tâches vertes		Deux dégâts
Moniliose 3 : tâches huileuses, îlots jaunâtres ou maturation partielle		
Moniliose 4 : tâches café irrégulières		
Moniliose 5 : lésion blanc crème et pulvérulente (stade sporulé)		
Phytophthora ou pourriture brune		
Monalonium : petits points ronds et foncés		
Rongeur : trou à bords rongés		
Pic : trou à bords cassés (nets)		
Autre dégât :		
Autre dégât :		
Cabosses mommifiées (mortes et sèches)		

ANNEXE 9

Formulaires de saisie par le producteur des actes réalisés à chaque intervention sur la
parcelle d'étude de 1000 m² au cours de nos travaux

(mai 2008 – avril 2010)

CODE DE CACAOYERE	SEULEMENT LES ACTIVITES REALISEES SUR CACAOYERS PEINTS Données prises PAR L'AGRICULTEUR		
TRAVAUX REALISES EN <u>200X</u> (données prises sur la période mai 2008/avril 2010) Noter ici tous les travaux que vous effectuez, dont la récolte sanitaire si vous la pratiquez.			
MOIS	ACTIVITE	PRODUIT (si usage d'intrant)	DOSE
JANVIER			
FEVRIER			
MARS			
AVRIL			
MAI			
JUIN			
JUILLET			
AOUT			
SEPTEMBRE			
OCTOBRE			
NOVEMBRE			
DECEMBRE			

ANNEXE 10

Liste des 108 espèces végétales associées aux cacaoyers et de hauteur supérieure à 2,5 m inventoriées dans les 36 parcelles d'échantillonnage de 1000 m² de notre réseau expérimental.

Nota : Les informations de présence (1) ou absence (0) sont données par groupe de structure de la végétation. Les espèces dont les noms apparaissent entre guillemets ou sous forme de numéros n'ont pu être identifiées. En jaune : les espèces communes aux 34 fragments de forêt de forêt utilisés comme témoins.

Espèce	GROUPE 1	GROUPE 2	GROUPE 3	GROUPE 4
« Amarosa »	0	0	0	1
<i>Annona muricata</i>	0	1	1	1
<i>Averrhoa carambola</i>	0	1	0	0
<i>Bactris gasipaes</i>	1	1	1	1
« Boatoarea »	0	0	0	1
<i>Bocconia frutescens</i>	0	0	0	1
<i>Castilla elastica</i>	1	0	1	0
<i>Cecropia peltata</i>	1	0	1	1
<i>Cedrela odorata</i>	1	1	1	1
<i>Chrysophyllum argenteum</i>	0	1	0	1
<i>Citrus aurantium</i>	1	1	1	1
<i>Citrus reticulata</i>	1	0	0	1
<i>Citrus sp.</i>	0	1	1	1
<i>Cocos nucifera</i>	1	0	1	0
<i>Coffea arabica</i>	1	0	1	1
<i>Cordia alliodora</i>	1	1	1	1
<i>Couepia polyandra</i>	0	1	0	1
<i>Crescentia cujete</i>	0	0	0	1
<i>Cupania cinerea</i>	1	1	1	1
<i>Erithryna poepigiana</i>	1	0	1	1
<i>Erythrina berteroana</i>	0	0	1	0
<i>Eugenia stipitata</i>	1	1	0	1
<i>Ficus werkleana</i>	0	0	1	0
« Flor de colibries »	0	1	1	1
<i>Gliricidia sepium</i>	0	0	0	1
<i>Guazuma invira</i>	1	0	0	1
<i>Hura crepitans</i>	1	0	0	0
<i>Hyeronima alchorneoides</i>	0	0	0	1
<i>Inga sp.</i>	1	1	1	1
<i>Iriartea deltoidea</i>	1	0	0	0
<i>Iriartea gigantea</i>	1	0	0	1
« Jaloba »	0	0	1	0
<i>Licania platypus</i>	1	0	1	1
<i>Mangifera indica</i>	0	1	0	1
<i>Morinda citrifolia</i>	0	0	1	0
<i>Musa sp.</i>	1	1	1	1
<i>Musa Textilis</i>	1	0	0	0

N°1	1	0	0	0
N°10	1	0	0	0
N°11	1	0	0	0
N°12	1	0	0	0
N°13	0	1	0	0
N°14	0	1	0	0
N°15	0	1	0	0
N°16	0	1	0	0
N°17	0	1	0	0
N°18	0	1	0	0
N°19	0	1	0	0
N°2	1	0	0	0
N°20	0	1	0	0
N°21	0	1	0	0
N°22	0	1	0	0
N°23	0	1	0	0
N°24	0	1	0	0
N°25	0	0	0	1
N°26 « Papaya Cimarron Macho »	1	0	0	0
N°27	0	0	0	1
N°28	0	0	0	1
N°29	0	1	0	0
N°3	1	0	0	0
N°30	0	0	0	1
N°31	1	0	0	0
N°32	1	0	0	0
N°33	1	0	0	0
N°34	1	0	0	0
N°35	0	0	1	0
N°36	0	0	1	0
N°37	0	0	1	0
N°38	0	0	1	0
N°39	0	1	0	0
N°4	1	0	0	0
N°40	0	0	1	0
N°41	0	0	1	0
N°42	0	0	1	0
N°44	0	0	0	1
N°46	0	0	1	0
N°48	1	0	0	0
N°5	1	0	0	0
N°51	1	0	0	0
N°52	0	0	0	1
N°53	0	0	0	1
N°55	0	0	0	1
N°56	1	0	0	0
N°57	1	0	0	0
N°58	0	1	0	0
N°59	1	0	0	0
N°6	1	0	0	0

N°61	0	1	0	0
N°7	1	0	0	0
N°8	1	0	0	0
N°9	1	0	0	0
<i>Nephelium lappaceum</i>	1	1	1	1
<i>Ochroma pyramidale</i>	1	0	0	0
<i>Pentaclethra macroloba</i>	1	0	0	0
<i>Persea americana</i>	1	1	1	1
<i>Pouteria caimito</i>	0	1	0	0
<i>Pouteria sapota</i>	0	1	1	0
<i>Psidium guajaba</i>	1	0	1	0
<i>Pterocarpus officinalis</i>	1	0	0	0
<i>Quercus sp.</i>	1	0	0	0
<i>Rollinia mucosa</i>	1	1	0	1
<i>Sida rhombifolia</i>	0	0	1	0
<i>Spondias mombin</i>	1	1	0	1
<i>Sterculia apetala</i>	1	0	0	0
<i>Syzigium malacensis</i>	1	1	0	1
<i>Terminalia oblonga</i>	0	1	0	0
<i>Theobroma bicolor</i>	0	0	1	1
<i>Theobroma speciosum</i>	0	0	0	1

ANNEXE 11

Liste des 241 espèces végétales de hauteur supérieure à 2,5 m inventoriées dans les 34 forêts témoin de notre réseau expérimental.

Nota : En jaune : les espèces communes aux 34 fragments de forêt de forêt utilisés comme témoins.

Espèces		
<i>Abarema adenophora</i>	<i>Chimarrhis parviflora</i>	<i>Ficus sp. 02</i>
<i>Abeja sp.</i>	<i>Chimarris falso sp.</i>	<i>Ficus tonduzii</i>
<i>Acaria sp.</i>	<i>Chimarris sp.</i>	<i>Fuste rayado sp.</i>
<i>Adina sp.</i>	<i>Chrysophyllum sp.</i>	<i>Garcinia intermedia</i>
<i>Alchornea costaricensis</i>	<i>Chrysophyllum venezuelanense</i>	<i>Garcinia madruno</i>
<i>Alchornea floribunda</i>	<i>Clethra costaricensis</i>	<i>Garcinia sp.</i>
<i>Alchornea latifolia</i>	<i>Clethra falso sp.</i>	<i>Goethalsia meiantha</i>
<i>Alchornea sp.</i>	<i>Clethra sp.</i>	<i>Grias cauliflora</i>
<i>Ampelocera macrocarpa</i>	<i>Clussia sp.</i>	<i>Guarea bullata</i>
<i>Andira inermis</i>	<i>Colubrina spinosa</i>	<i>Guarea glabra</i>
<i>Annona montana</i>	<i>Compsonera sprucei</i>	<i>Guarea kunthiana</i>
<i>Anonacea sp.</i>	<i>Conceveiba pleiostemona</i>	<i>Guarea rhopalocarpa</i>
<i>Apeiba membranacea</i>	<i>Cordia alliodora</i>	<i>Guarea sp.</i>
<i>Apeiba sp.</i>	<i>Cordia bicolor</i>	<i>Guatteria diospyroides</i>
<i>Arbol torcido sp.</i>	<i>Cordia cymosa</i>	<i>Guatteria sp.</i>
<i>Astrocaryum alatum</i>	<i>Cordia roble sp</i>	<i>Guayabillo sp. 1</i>
<i>Asufre bala sp.</i>	<i>Cordia sp.</i>	<i>Guayabo de montaña sp.</i>
<i>Balizia elegans</i>	<i>Corinto sp. 7</i>	<i>Guayabo sp.</i>
<i>Bauhinia sp.</i>	<i>Couepia polyandra</i>	<i>Gucrea sp.</i>
<i>Bilia sp.</i>	<i>Cristobal arrozal sp.</i>	<i>Hampea appendiculata</i>
<i>Billia hippocastanum</i>	<i>Clethra costaricensis</i>	<i>Hasseltia sp.</i>
<i>Brosimum guianense</i>	<i>Clethra falso sp.</i>	<i>Hernandia didymantha</i>
<i>Brosimum lactescens</i>	<i>Clethra sp.</i>	<i>Hippotis albiflora</i>
<i>Brosimum sp.</i>	<i>Clussia sp.</i>	<i>Hirtella triandra</i>
<i>Bursera simaruba</i>	<i>Dendropanax arboreus</i>	<i>Hoja cruzada sp.</i>
<i>Cafe maduro sp.</i>	<i>Dussia macrophyllata</i>	<i>Hoja de guarea sp.</i>
<i>Calliandra sp.</i>	<i>Dystovomita sp.</i>	<i>Hoja trifoliada sp.</i>
<i>Calophyllum brasiliense</i>	<i>Elaeoluma glabrescens</i>	<i>Hura crepitans</i>
<i>Capparis pittieri</i>	<i>Eleodoro sp.</i>	<i>Hyeronima alchorneoides</i>
<i>Capparis sp.</i>	<i>Eriso sp.</i>	<i>Ilex sp.</i>
<i>Carapa guianensis</i>	<i>Erythrina sp.</i>	<i>Inconnue sp.</i>
<i>Carapa sp.</i>	<i>Erythroxylum fimbriatum</i>	<i>Inga alba</i>
<i>Casearia arborea</i>	<i>Eschweilera sp.</i>	<i>Inga chocoensis</i>
<i>Casearia sp.</i>	<i>Escobon sp.</i>	<i>Inga mortoniana</i>
<i>Castilla elastica</i>	<i>Eugenia sp.</i>	<i>Inga pezizifera</i>
<i>Cecropia insignis</i>	<i>Faramea multiflora</i>	<i>Inga sapindoides</i>
<i>Cecropia obtusifolia</i>	<i>Faramea occidentalis</i>	<i>Inga sp.</i>
<i>Ceiba pentandra</i>	<i>Faramea sp.</i>	<i>Inga thibaudiana</i>
<i>Ceropacho sp.</i>	<i>Ficus sp.</i>	<i>Inga umbellifera</i>
<i>Cestrum sp.</i>	<i>Ficus sp. 01</i>	<i>Ingrata sp.</i>

<i>Iriartea deltoidea</i>	<i>Pentagonia sp. 2</i>	<i>Talauma gloriensis</i>
<i>Jacaratia dolichaula</i>	<i>Pepinillo sp.</i>	<i>Talisia nervosa</i>
<i>Jacaratia spinosa</i>	<i>Perebea hispidula</i>	<i>Tapirira guianensis</i>
<i>Lacistema aggregatum</i>	<i>Persea sp. 01</i>	<i>Tapura guianensis</i>
<i>Lacmellea panamensis</i>	<i>Pilon sp.</i>	<i>Tapura sp.</i>
<i>Lacmellea sp.</i>	<i>Posoqueria latifolia</i>	<i>Terminalia oblonga</i>
<i>Lacunaria panamensis</i>	<i>Posoqueria panamensis</i>	<i>Terminalia sp.</i>
<i>Laetia procera</i>	<i>Pourouma bicolor</i>	<i>Tetragastris panamensis</i>
<i>Laureaceae sp.</i>	<i>Pouteria campechiana</i>	<i>Theobroma simiarum</i>
<i>Licania hypoleuca</i>	<i>Pouteria reticulata</i>	<i>Theobroma sp.</i>
<i>Licaria misantlae</i>	<i>Pouteria sp.</i>	<i>Trema micrantha</i>
<i>Licaria sp.</i>	<i>Pouteria torta</i>	<i>Trichilia sp.</i>
<i>Limoncillo sp.</i>	<i>Protium pittieri</i>	<i>Trichospermum grewiifolium</i>
<i>Lonchocarpus oliganthus</i>	<i>Protium schippii</i>	<i>Trichospermum sp.</i>
<i>Lonchocarpus sp. 01</i>	<i>Protium sp.</i>	<i>Urrmosia falsa sp.</i>
<i>Luehea seemannii</i>	<i>Pseudolmedia spuria</i>	<i>Virola koschnyi</i>
<i>Maclobium costaricense</i>	<i>Psychotria panamensis</i>	<i>Virola multiflora</i>
<i>Manilkara sp.</i>	<i>Psychotria sp.</i>	<i>Virola sebifera</i>
<i>Maquira costaricana</i>	<i>Pterocarpus officinalis</i>	<i>Virola sp.</i>
<i>Maquira sp.</i>	<i>Pterocarpus rohrii</i>	<i>Vitex cooperi</i>
<i>Maranthes panamensis</i>	<i>Pterocarpus sp.</i>	<i>Welfia regia</i>
<i>Miconia affinis</i>	<i>Quararibea bracteolosa</i>	<i>Yodo sp.</i>
<i>Miconia elata</i>	<i>Quararibea ochrocalyx</i>	<i>Yuca sp.</i>
<i>Miconia multispicata</i>	<i>Quararibea sp.</i>	
<i>Miconia punctata</i>	<i>Quina schippii</i>	
<i>Miconia sp.</i>	<i>Raqis alado sp.</i>	
<i>Miconia stevensiana</i>	<i>Rebrotos falsos sp.</i>	
<i>Minquartia guianensis</i>	<i>Rinorea sp.</i>	
<i>Mollinedia costaricensis</i>	<i>Rojomaca sp. 7</i>	
<i>Mollinedia pinchotiana</i>	<i>Rollinia pittieri</i>	
<i>Mollinedia sp.</i>	<i>Sacogloptis sp.</i>	
<i>Mostaza sp.</i>	<i>Sapium glandulosum</i>	
<i>Myrcia sp. 1</i>	<i>Serillo sp.</i>	
<i>Myrcia sp.2</i>	<i>Sidaly sp.</i>	
<i>Naucleopsis naga</i>	<i>Simarouba amara</i>	
<i>Nazareno sp.</i>	<i>Siparuna andina</i>	
<i>Neca sp.</i>	<i>Siparuna guianensis</i>	
<i>Nectandra umbrosa</i>	<i>Siparuna sp.</i>	
<i>Neea elegans</i>	<i>Sloanea sp.</i>	
<i>Neea sp.</i>	<i>Socratea exorrhiza</i>	
<i>Ocotea laetevirens</i>	<i>Spondias mombin</i>	
<i>Ocotea sp.1</i>	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i>	
<i>Ormosia velutina</i>	<i>Stephanopodium costaricense</i>	
<i>Otoba novogranatensis</i>	<i>Sterculia recordiana</i>	
<i>Otoba sp.</i>	<i>Swartzia cubensis</i>	
<i>Pachira aquatica</i>	<i>Swartzia sp.</i>	
<i>Paleta sp.</i>	<i>Symphonia globulifera</i>	
<i>Parathesis trychogyne</i>	<i>Tabebuia chrysantha</i>	
<i>Pentaclethra macroloba</i>	<i>Pentagonia sp. 2</i>	
<i>Pentagonia sp. 1</i>	<i>Pepinillo sp.</i>	

ANNEXE 12

Liste des espèces animales et épiphytes échantillonnées dans les 36 agroforêts et dans 8 forêts témoin de notre réseau expérimental.

Nota : Les informations de présence (1) ou absence (0) sont données par groupe de structure de la végétation.

Espèces	G1	G2	G3	G4	FORETS	Statut UICN
Mammifères						
<i>Didelphis marsupialis</i>	1	1	1	1	1	Lower risk (Least concern)
<i>Heteromys desmarestianus</i>	1	1	1	1	1	Lower risk (Least concern)
<i>Melanomys caliginosus</i>	1	1	1	1	0	Lower risk (Least concern)
<i>Oryzomys talamancae</i>	0	1	1	1	1	Lower risk (Least concern)
<i>Rhipidomys sp</i>	1	1	0	1	0	Non identifié
<i>Sigmodon hispidus</i>	1	1	1	0	0	Lower risk (Least concern)
<i>Proechimys semispinosus</i>	0	1	1	0	1	Lower risk (Least concern)
<i>Dasyprocta punctata</i>	0	0	0	1	0	Lower risk (Least concern)
<i>Phylander oposum</i>	0	0	0	1	1	Lower risk (Least concern)
<i>Silvilagus brasiliensis</i>	0	0	0	1	0	Lower risk (Least concern)
Reptiles						
<i>Ameiva festiva</i>	0	1	1	0	1	Data Deficient (DD)
<i>Ameiva quadrilineata</i>	0	1	1	1	1	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Bothrops asper</i>	1	0	0	1	0	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Colubridae sp</i>	1	0	0	0	0	Non identifié
<i>Corytophanes cristatus</i>	0	1	1	0	0	Data Deficient (DD)
<i>Diploglossus monotropis</i>	0	1	0	1	0	Data Deficient (DD)
<i>Drymobius margaritiferus</i>	0	0	0	0	1	Data Deficient (DD)
<i>Gonatodes albogularis</i>	1	1	0	0	0	Data Deficient (DD)
<i>Imantodes cenchoa</i>	1	1	0	0	1	Data Deficient (DD)
<i>Mabuya unimarginata</i>	1	1	1	1	1	Data Deficient (DD)
<i>Ninia maculata</i>	0	0	0	1	0	Data Deficient (DD)
<i>Norops humilis</i>	1	1	1	1	1	Data Deficient (DD)
<i>Norops lemuringus</i>	1	1	1	1	1	Data Deficient (DD)
<i>Norops limifrons</i>	1	1	1	1	1	Data Deficient (DD)
<i>Norops sp</i>	1	1	1	1	1	Non identifié
<i>Nothopsis rugosus</i>	0	0	0	0	1	Data Deficient (DD)
<i>Polychrus gutturosus</i>	1	0	1	0	0	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Porthidium nasutum</i>	1	1	0	1	0	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Pseustes poecilonotus</i>	0	1	1	1	0	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Rhadinea calligaster</i>	0	0	1	0	0	Data Deficient (DD)
<i>Scaphiodontophis annulatus</i>	0	0	1	0	0	Data Deficient (DD)
<i>Sibon annulatus</i>	0	1	0	0	0	Data Deficient (DD)
<i>Sphenomorphus cherriei</i>	0	0	1	0	0	Data Deficient (DD)
<i>Tantilla reticulata</i>	0	0	0	1	0	Data Deficient (DD)
<i>Urotheca pachyura</i>	0	1	1	0	0	Data Deficient (DD)

Espèces	G1	G2	G3	G4	FORETS	Statut UICN
Amphibiens						
<i>Agalychnis callidryas</i>	1	1	1	1	0	Lower risk (LC=Least Concern) - listed on Appendix II of CITES.
<i>Allobates talamancae</i>	1	1	1	1	1	Lower risk (LC=Least Concern) - In costa Rica : considered under extinction threat and protected
<i>Craugastor fitzingeri</i>	0	1	0	0	1	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Craugastor megacephalus</i>	1	1	0	0	0	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Craugastor noblei</i>	1	0	0	1	1	Lower risk (LC=Least Concern) - listed on Appendix II of CITES. In costa Rica : considered under extinction threat and protected
<i>Craugastor sp</i>	0	0	0	0	1	Non identifié
<i>Craugastor talamancae</i>	1	0	0	0	1	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Dendrobates auratus</i>	1	1	0	1	1	Lower risk (LC=Least Concern) - listed on Appendix II of CITES. In costa Rica : considered under extinction threat and protected
<i>Incilius coniferus</i>	0	0	0	1	0	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Leptodactylus savagei</i>	1	0	1	0	1	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Lithobates warschewischii</i>	0	1	0	1	1	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Oophaga pumilio</i>	1	1	1	1	1	Lower risk (LC=Least Concern) - listed on Appendix II of CITES. In costa Rica : considered under extinction threat and protected
<i>Phyllobates lugubris</i>	0	0	0	0	1	Lower risk (LC=Least Concern) - listed on Appendix II of CITES. In costa Rica : considered under extinction threat and protected
<i>Pristimantis cruentus</i>	0	1	0	0	0	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Pristimantis ridens</i>	0	1	0	1	1	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Lithobates taylori</i>	0	0	1	0	0	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Rhinella marina</i>	0	1	1	0	0	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Silverstoneia flotator</i>	0	0	0	1	0	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Smilisca phaeota</i>	1	0	0	0	0	Lower risk (LC=Least Concern)
<i>Smilisca sordida</i>	0	0	1	0	0	Lower risk (LC=Least Concern)

Morpho-type	Sols					Litière				
	G1	G2	G3	G4	Forêts	G1	G2	G3	G4	Forêts
<i>Oligochetes</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Enchytreidae</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Curculionidae</i>	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Carabidae</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Staphilinidae</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Coleoptera</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Diptera</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Lepidoptera</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Formicidae</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Isoptera</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1
<i>Blattopteres</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Phasmopteres</i>	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1
<i>Dermapteres</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Orthopteres</i>	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Hemipteres</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Homopteres</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>Hymenopteres</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Thysanopteres</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Geophilomorphes</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Chilopodes</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Diplopodes</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Isopodes</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Arachnides</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Opilionidae</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Pseudoscopio</i>	1	1	1	1	0	1	1	1	0	1
<i>Palpigradi</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
<i>Symphyla</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Gastropoda</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Hirudinea</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Undetermined</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Ixodida</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Thelastomatidae</i>	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
<i>Crustacea</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0

Epiphytes trouvées sur les cacaoyers				
(En jaune : espèces communes avec les épiphytes trouvées dans les témoins forêts)				
Espèces ou morpho-types	G1	G2	G3	G4
<i>Aechmea penduliflora</i>	0	0	1	1
<i>Anthurium bakeri</i>	1	1	1	1
<i>Anthurium scandens</i>	0	1	1	1
<i>Aspasia epidendroides</i>	1	0	1	1
<i>Asplenium sp</i>	0	0	0	1
<i>Blechnum sp</i>	0	1	0	1
<i>Brassavola nodosa</i>	1	1	1	0
<i>Brassia caudata</i>	0	0	0	1
<i>Brium sp</i>	0	0	1	0
<i>Campyloneurum repens</i>	1	0	1	1
<i>Campyloneurum xalapense</i>	1	1	1	1
<i>Catasetum integerrimum</i>	0	1	1	1
<i>Catopsis nutans</i>	1	1	1	1
<i>Cattaleya sp</i>	1	0	0	1
<i>Coccocarpia erythroxyli</i>	1	1	1	1
<i>Coenogonium interplexum</i>	1	1	1	1
<i>Columnea microphylla</i>	0	1	1	1
<i>Cryptothecia rubrocincta</i>	1	1	1	1
<i>Dimerandra emarginata</i>	1	1	1	1
<i>Diploschistes sp</i>	1	1	1	1
<i>Dirinaria sp</i>	0	0	1	0
<i>Dyplolabia afzelii</i>	1	1	1	1
<i>Encyclia diota</i>	1	1	1	1
<i>Encyclia nematocaulon</i>	0	1	1	1
<i>Epidendrum flexuosum</i>	0	0	0	1
<i>Gusmania sp</i>	0	1	0	0
<i>Heterodermia sp</i>	0	0	0	1
<i>Hylocereus sp</i>	0	0	1	1
<i>Hymenophyllum sp</i>	0	1	0	1
<i>Lomariopsis vestita</i>	0	0	0	1
<i>Meteorium sp</i>	1	1	1	1
<i>Microgramma lycopodioides</i>	1	1	1	1
<i>Neckera sp1</i>	1	1	1	1
<i>Neckera sp2</i>	0	1	0	1
<i>Niphidium crassifolium</i>	1	1	0	1
<i>Niphidium nidulare</i>	1	1	1	1
<i>Notylia barkeri</i>	0	0	0	1
<i>Parmotrema endosulphureum</i>	1	0	0	0
<i>Peperomia hartwegiana</i>	1	1	1	1
<i>Peperomia microphylla</i>	1	1	1	1
<i>Peperomia montium</i>	1	1	1	1
<i>Peperomia rotundifolia</i>	1	1	1	1
<i>Peperomia truncicola</i>	0	0	1	0
<i>Philodendron hederaceum</i>	1	1	1	1
<i>Philodendron sp</i>	0	1	1	1
<i>Pilotrichum sp</i>	1	1	1	1
<i>Plagiochila sp1</i>	1	1	1	1
<i>Pleurothallis vittata</i>	1	0	0	0
<i>Polypodium polypodioides</i>	1	1	1	1
<i>Polypodium sp1</i>	1	0	1	1
<i>Polypodium sp2</i>	0	1	1	0
<i>Polypodium triseriale</i>	0	1	1	1
<i>Pseudorhizalis ramulosa</i>	0	0	0	1

<i>Rhipsalis baccifera</i>	0	1	1	1
<i>Squamidium sp</i>	1	1	0	1
<i>Struthanthus orbicularis</i>	0	0	1	1
<i>Syrrhopodon sp</i>	0	1	0	1
<i>Thuidium sp</i>	1	1	1	1
<i>Tillandsia caputmedusae</i>	0	1	1	1
<i>Tillandsia fasciculata</i>	1	1	1	1
<i>Tillandsia schiedeana</i>	0	1	0	0
<i>Tillandsia variabilis</i>	0	1	0	0
<i>Trichomanes collariatum</i>	0	1	1	1
<i>Vriesea incurva</i>	0	1	1	1

Epiphytes trouvées sur les végétaux de taille supérieure à 2,5m dans 8 forêts témoin (En jaune : espèces communes avec les épiphytes trouvées dans les agroforêts)
Espèces ou morfo-types
<i>Aechmea nudicaulis</i>
<i>Anthurium bakeri</i>
<i>Anthurium crenatum</i>
<i>Anthurium gracile</i>
<i>Aspasia epidendroides</i>
<i>Bazzania</i>
<i>Brassavola nodosa</i>
<i>Bryum spp.</i>
<i>Cryptothecia rubrocincta</i>
<i>Encyclia sp.</i>
<i>Ficus sp.</i>
<i>Herbertus sp.</i>
<i>Lichen 1</i>
<i>Maxilaria sp-2</i>
<i>Maxillaria friedrichsthalii</i>
<i>Microgramma lycopodioides</i>
<i>Monstera acuminata</i>
<i>Monstera deliciosa</i>
<i>Notylia barkeri</i>
<i>Oncidium ascendens</i>
<i>Philodendron warscewiczii</i>
<i>Polypodium sp-3</i>
<i>Polypodium triseriale</i>
<i>Tillandsia bulbosa</i>
<i>Tillandsia caput-medusae</i>

Epiphytes trouvées sur les plantes associées aux cacaoyers				
(En jaune : espèces communes avec les épiphytes trouvées dans les témoins forêts)				
Espèces ou morpho-types	G1	G2	G3	G4
<i>Aechmea bracteata</i>	1	1	1	1
<i>Aechmea mariae-reginae</i>	1	1	0	1
<i>Aechmea penduliflora</i>	1	1	1	1
<i>Aechmea sp.</i>	1	1	1	1
<i>Anthurium bakeri</i>	1	1	1	1
<i>Anthurium gracile</i>	1	1	1	1
<i>Anthurium pentaphyllum</i>	1	1	1	1
<i>Anthurium scandens</i>	1	1	1	1
<i>Aspasia epidendroides</i>	1	1	1	1
<i>Asplenium sp.</i>	1	1	1	1
<i>Blechnum occidentale</i>	1	1	1	1
<i>Brassavola nodosa</i>	1	1	1	1
<i>Bryum sp.</i>	1	1	1	1
<i>Catasetum integerrimum</i>	1	1	1	1
<i>Catopsis nutans</i>	1	1	1	1
<i>Coccocarpia erythroxyli</i>	0	1	1	1
<i>Coenogonium interplexum</i>	1	1	1	1
<i>Columnnea Microphylla</i>	1	1	0	1
<i>Cryptothecia rubrocincta</i>	1	1	1	1
<i>Dimerandra emarginata</i>	1	1	1	1
<i>Diploschistes sp.</i>	1	1	1	1
<i>Dirinaria sp.</i>	1	1	0	1
<i>Dyplolabia afzelii</i>	1	1	1	1
<i>eperomia rotundifolia</i>	1	1	1	1
<i>Epidendrum flexuosum</i>	1	1	1	1
<i>Epidendrum isomerum</i>	1	1	1	0
<i>Epidendrum umbelliform</i>	1	1	0	1
<i>Gusmania monostachia</i>	0	1	1	1
<i>Leptogium</i>	1	1	0	0
<i>Lomariopsis vestita</i>	1	1	1	1
<i>Monstera acuminata</i>	1	1	1	1
<i>Monstera deliciosa</i>	1	1	1	1
<i>Neckera sp-2</i>	1	1	0	1
<i>Niphidium nidulare</i>	1	1	1	1
<i>Parmotrema</i>	1	1	1	0
<i>Peperomia rotundifolia</i>	0	0	1	0
<i>Peperomia truncicola</i>	1	1	1	1
<i>Philodendron hederaceum</i>	1	1	1	1
<i>Philodendron sp.</i>	0	1	1	1
<i>Polypodium polypodioides</i>	1	1	1	1
<i>Riccardia</i>	1	1	1	1
<i>Struthanthus orbicularis</i>	1	1	1	1

ANNEXE 13

**Tableau de saisie par les producteurs des données journalières
de pluviométrie, humidité relative de l'air et températures mini/maxi
dans 11 stations réparties dans les 4 communautés de notre réseau expérimental.**

PRENOMS ET NOMS DES OBSERVATEURS				ANNEE	200X	MOIS	
PROVINCE	CANTON	DISTRICT	COMMUNAUTE	LOCALISATION GEOGRAPHIQUE (en degrés, minutes et secondes)			
Limón	Talamanca			°	'	''	
JOUR	MATINEE, toujours à la même heure :					APRES MIDI, toujours à la même heure:	
	PLUIE (mm)	H° max %	T° Max °C	H° min %	T° min °C	PLUIE (mm)	Commentaires
1							
2							
3							
4							
5							
6							
7							
8							
9							
10							
11							
12							
13							
14							
15							
16							
17							
18							
19							
20							
21							
22							
23							
24							
25							
26							
27							
28							
29							
30							

RESUME

Le cacaoyer (*Theobroma cacao*, L.) est cultivé dans les tropiques humides d'Amérique latine, d'Afrique et d'Asie. Principale source de revenus d'une agriculture essentiellement familiale, les systèmes agroforestiers à base de cacaoyers fournissent de nombreux services écologiques et contribuent à la conservation de la biodiversité. Ces systèmes associent plantes ligneuses et cultures de manière simultanée, dans une gamme importante et peu décrite de richesses et de structures botaniques. Les connaissances actuelles sur leur productivité se limitent à des essais en milieu contrôlé associant un petit nombre d'espèces. Nos travaux testent l'hypothèse d'une relation de compromis entre le niveau de productivité des cacaoyers et le niveau de biodiversité hébergée par les agroforêts à base de cacaoyers. Nous caractérisons ces compromis sur un gradient de situations de production paysannes, reposant sur la structure verticale, l'intensité de gestion de la composante végétale et le contexte bio-physique des agro-systèmes étudiés. Sur un dispositif de 36 cacaoyères paysannes situées dans la région de Talamanca, Costa Rica, nous montrons que des variations significatives de la structure végétale reflètent les modes de gestion de la parcelle et affectent le rendement par cacaoyer (295 à 667g/arbre/an) mais pas le rendement en cacao (136 kg/ha/an), ni le volume végétal global (400 m³/ha). Ces variations de la structure végétale affectent peu la diversité α des peuplements de plantes associées, d'épiphytes, d'amphibiens, de reptiles, de mammifères, d'invertébrés du sol et de la litière, mais leur diversité β répond de manière contrastée à ces variations d'habitat. Les relations de compromis que nous mettons finalement en évidence entre la productivité en cacao marchand à l'hectare ou à l'arbre et les niveaux de biodiversité atteints sont de nature (linéaire, cubique, quadratique) et de tendances (négative, positive) contrastées selon le taxon considéré et remettent en cause les résultats de certains travaux récents. Nos travaux dévoilent également des situations de compromis optimales, offrant des perspectives positives pour l'intensification écologique des systèmes agroforestiers tropicaux.

Mots clefs : THEOBROMA CACAO ; AGROFORESTERIE ; BIODIVERSITE ALPHA ; DIVERSITE BETA ; STRUCTURE DE LA VEGETATION ; PRODUCTIVITE ; COMPROMIS

Trade-offs between productivity and biodiversity on a management intensity gradient of cocoa-based agroforestry systems in Talamanca, Costa Rica

ABSTRACT

Cacao (*Theobroma cacao*, L.) is cultivated in the humid tropics of Latin America, Africa and Asia. Cocoa-based agroforestry systems are the main source of income for smallholders' families and provide numerous ecological services and contribute to biodiversity conservation. These systems associate trees with crops simultaneously, in a wide and poorly described range of botanical and structural plant diversity. The current knowledge about their productivity is restricted to controlled trials with a low number of associated plant species. Our work tests the hypothesis of a trade-off relationship between the level of cocoa productivity and the level of biodiversity hosted in cocoa-based agroforests. We characterize these trade-offs on a gradient of production situations, based on the vertical structure, the management intensity of the vegetal component and the bio-physical context of cocoa-based agroforests. On the base of a 36 on farm cocoa plots network located in Talamanca, Costa Rica, we show that significant variations in the vegetation vertical structure reflect farmer's management strategies and affect the cocoa yield per tree (295 to 667g/tree/year) but neither the cocoa yield per plot (136 kg/ha/year), nor the global plant volume (400 m³/ha). The variations in vegetation structure poorly affected the α -diversity of 7 plant and animal taxa, but their β -diversity gave contrasted and significant responses to habitat variations. Finally, the trade-offs relationships we display between dry cocoa productivity per hectare or per tree and the observed biodiversity levels showed contrasted forms (cubic, quadratic, linear) and tendencies (positive, negative) according to the taxa considered and question results from recent publications. Our work also revealed optimal trade-off situations which offer positive prospects for the ecological intensification of tropical agroforestry systems.

Key Words : THEOBROMA CACAO ; AGROFORESTRY ; ALPHA BIODIVERSITY ; BETA DIVERSITY ; VEGETATION STRUCTURE ; YIELD ; TRADE-OFF